SÉRIE A
N° D'ORDRE : 490

# THÈSES

PRÉSENTÉES

## A LA FACULTÉ DES SCIENCES D'ORSAY
## UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Line BANCILHON

---

**Première thèse.** — ETUDE EXPÉRIMENTALE DE LA MORPHOGENÈSE ET PLUS SPÉCIALEMENT DE LA FLORAISON D'UN GROUPE DE PHYLLANTHUS (EUPHORBIACÉES) A RAMEAUX DIMORPHES.

**Deuxième thèse.** — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

**Soutenues le 22 mai 1969 devant la Commission d'examen.**

MM. MANGENOT..... *Président.*

CHOUARD .....
NOZERAN..... } *Examinateurs.*
DEMARLY .....
EMBERGER.....

---

PARIS
MASSON & Cie, ÉDITEURS
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120
1969

Inscrit aux archives originales du Centre de Documentation, C.N.R.S., sous le n° A. O. 3248.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41538115_0061

*Annales des Sciences Naturelles, Botanique, Paris.*
12e Série, Tome X, pp. 127-224.

# ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA MORPHOGENÈSE ET PLUS SPÉCIALEMENT DE LA FLORAISON D'UN GROUPE DE *PHYLLANTHUS* (EUPHORBIACÉES) A RAMEAUX DIMORPHES

Par L. BANCILHON

SOMMAIRE

INTRODUCTION ..... 129

PRÉSENTATION DU MATÉRIEL VÉGÉTAL ..... 129

ETUDE EXPÉRIMENTALE DE LA MORPHOGENÈSE VÉGÉTATIVE ET DU PHÉNOMÈNE FLORAL ..... 137

*A. — Rôle des méristèmes apicaux* ..... 137

1° Quelques aspects de la morphogenèse liés au fonctionnement du méristème terminal de l'axe orthotrope ..... 137

*a)* Mise en évidence de quelques nouveaux gradients ..... 137

*b)* Rôle « organisateur » du méristème terminal orthotrope.... 140

*c)* A propos d'aspects quantitatifs concernant le processus d'induction de la différenciation plagiotrope ..... 142

*d)* Plagiotropie et floraison ..... 148

2° Rôles et évolution du méristème terminal plagiotrope ..... 149

3° Taille et rôle organisateur des méristèmes ..... 154

4° Quelques enseignements que l'on peut tirer de l'étude du rôle organisateur des méristèmes ..... 158

*B. — Essai d'interprétation des premiers stades du développement, après la germination, des* Phyllanthus *à rameaux dimorphes* ..... 160

1° Mise en évidence d'un gradient de « défloraison » sur de jeunes individus de deux *Phyllanthus* ..... 160

2° Existence d'un effet maternel fugace sur les jeunes individus de *Phyllanthus* à rameaux dimorphes ..... 164

3° Les possibilités de modifier le déroulement de ces phénomènes ... 168

*C. — Interinfluences diverses faisant évoluer les caractéristiques des méristèmes* ..... 170

1° Rôle des feuilles assimilatrices (y compris cotylédons) de la base de l'axe orthotrope principal ..... 170

*a)* Le cas de *P. debilis* ..... 170

*b)* Le cas de *P. amarus* [Raviart] ..... 174

α) Conséquences sur le premier rameau plagiotrope de l'ablation entre 1 et 2 mm des quatre feuilles assimilatrices situées au-dessus des cotylédons ..... 177

β) Conséquences sur le premier rameau plagiotrope de l'ablation entre 4 et 5 mm des 4 feuilles assimilatrices, situées au-dessus des cotylédons ..... 180

γ) Conséquences sur le premier rameau plagiotrope de l'ablation des cotylédons ..... 181

*c)* Récapitulation des résultats obtenus et conclusions concernant l'action des feuilles chlorophylliennes de l'axe principal et celle des cotylédons ..... 182

2° Rôle des feuilles du premier rameau plagiotrope ..... 185

*a)* Action des feuilles du premier rameau plagiotrope sur le fonctionnement du méristème apical de cet axe ..... 187

*b)* Action des feuilles du premier rameau plagiotrope sur les productions axillaires de ce rameau ..... 191

α) Réactions sur la floraison axillaire ..... 191

β) Réactions sur les productions végétatives ..... 196

*c)* Récapitulation des résultats et interprétation ..... 198

3° Action des rameaux plagiotropes ..... 199

*a)* Les effets en direction acropète ..... 199

α) Sur le fonctionnement de l'axe orthotrope principal ..... 199

β) Sur les bourgeons orthotropes secondaires ..... 203

γ) Sur la floraison des rameaux plagiotropes sus-jacents .... 204

*b)* Les effets en direction basipète ..... 209

*c)* Conclusions concernant l'action des rameaux plagiotropes .... 213

4° Réflexions générales à propos de l'ensemble des corrélations intervenant dans l'orientation de l'évolution des méristèmes ..... 214

*D. — Résumé et conclusions générales* ..... 217

*Remerciements* ..... 220

*Bibliographie* ..... 221

UNIV. LEIDEN BIBL.

## INTRODUCTION

Les problèmes posés par la morphogenèse des végétaux, plus spécialement par leur floraison, sont, sans doute, parmi ceux qui ont été le plus souvent abordés par les chercheurs préoccupés par la biologie des végétaux. Et pourtant, c'est un thème de réflexion qui reste toujours ouvert. On connaît, certes, pour nombre d'espèces, des conditionnements externes conduisant à des modifications morphologiques plus ou moins importantes, en particulier à la production de fleurs, mais on a très peu de renseignements sur les processus intervenant à l'intérieur du végétal. Même sans aller jusqu'au niveau biochimique, on dispose de peu d'exemples permettant de reconnaître à telle ou telle partie de la plante, tel ou tel rôle dans l'évolution d'un méristème vers tel ou tel type de fonctionnement.

Or, au fur et à mesure qu'avançait notre analyse du genre *Phyllanthus,* dont nous nous étions assigné l'étude, nous avons constaté que ces végétaux pouvaient, à des titres divers, offrir d'intéressantes possibilités permettant de contribuer à la compréhension de ces phénomènes. Aussi, en avant-propos, allons-nous d'abord présenter les espèces que nous avons utilisées au cours de ce travail et qui nous ont paru le mieux convenir pour aborder des recherches favorisant l'approche du déterminisme de la morphogenèse du végétal et plus spécialement de sa floraison.

## PRÉSENTATION DU MATÉRIEL VÉGÉTAL

Les *Phyllanthus* (Euphorbiaceae) sont en majorité répartis dans les régions tropicales et subtropicales raisonnablement humides. Le genre comprend de nombreuses espèces (700, d'après Webster et Ellis, 1962), à structures morphologiques extrêmement variées. Il ne peut être question de donner, dans cet article, ne serait-ce qu'un aperçu de cette variabilité.

Par contre, nous soulignerons que, chez la plupart des espèces étudiées, pour des conditions écologiques données, l'organisation morphologique de plantes issues des graines produites par un individu présente une grande uniformité. Le déterminisme de cette uniformité est à l'étude, mais quelle qu'en soit la cause, elle favorise, bien sûr, une expérimentation précise et rigoureuse.

Nous allons maintenant décrire, dans des conditions écologiques

bien définies (1), le schéma architectural du groupe de *Phyllanthus* dont nous nous sommes servie. Il s'agit de plantes à structure morphologique simple et bien définie, caractérisée par un dimorphisme très tranché de leurs rameaux végétatifs.

Prenons par exemple le cas de *P. amarus* Schum. et Thonn. (fig. 1).

Sur l'axe orthotrope érigé *(r o)* issu de la germination de la graine, on note, au-dessus des cotylédons *(c)* et distribuées suivant une phyllotaxie au 2/5, un certain nombre de feuilles assimilatrices (*fa 1* à

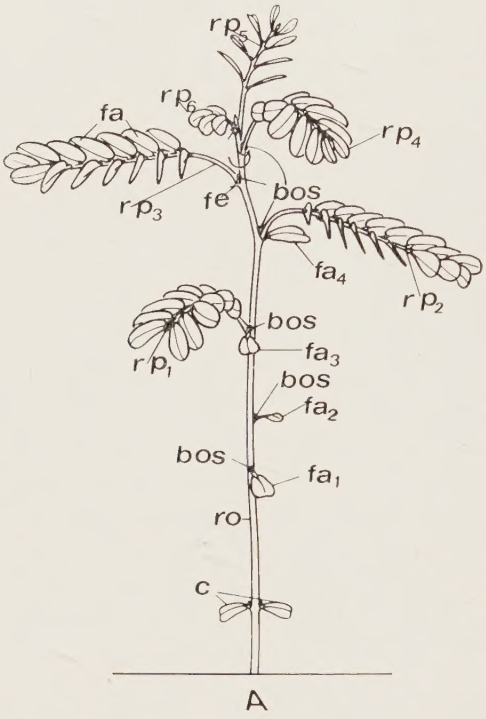



Fig. 1.

Schéma d'ensemble d'un jeune individu de *Phyllanthus amarus*.

*ro*, rameau orthotrope ; *bos*, bourgeon orthotrope secondaire ; *rp*, rameau plagiotrope ; *fa*, feuille assimilatrice ; *fe*, feuille écailleuse ; *c*, cotylédon ; (les stipules foliaires n'ont pas été figurées).

*fa 4*) auxquelles succèdent brusquement des feuilles réduites à de petites écailles *(fe)*. Les productions axillaires, tout comme l'appareil foliaire, varient aussi en fonction de leur point d'initiation sur cet axe. En effet, à l'aisselle des deux premières feuilles (*fa 1* et *fa 2*), on observe un seul bourgeon latent orthotrope *(bos)*. Par contre, les suivantes servent de bractée à une série de deux bourgeons : le supérieur *(bos)* est latent et de nature orthotrope, tandis que l'inférieur, ontogéniquement le premier formé, a un développement immédiat et

(1) Toutes nos plantes se sont développées dans une serre de la Faculté des Sciences d'Orsay avec 70 à 80 % d'humidité, une température variant de 25 à 30°, sous lumière naturelle en été, augmentée, le plus souvent, en hiver, d'un appoint de lumière artificielle.

Les résultats obtenus ayant varié avec l'époque de l'année, nous indiquerons, chaque fois que cela sera nécessaire, en quelle saison nous avons opéré.

donne naissance à un rameau plagiotrope *(rp)*. Ce rameau, du moins dans ses jeunes stades, n'est donc pas soumis aux corrélations d'inhibition qui affectent les autres bourgeons. Nous considérons qu'au moment de sa formation s'est produit un phénomène de différenciation car, comme nous allons le voir, par rapport à l'axe précédent, il a acquis des caractères nouveaux, des fonctions nouvelles. En effet, il a une direction de croissance horizontale, des feuilles toutes chlorophylliennes, insérées selon deux génératrices, ce qui lui confère une dorsiventralité très nette; en outre, nous verrons plus loin que, dans les conditions normales, il est seul capable de porter des fleurs. De plus, si le début de développement de cet axe est rapide, par la suite, sa croissance est ralentie, puis arrêtée par le jeu de corrélations d'inhibition; au bout d'un certain temps, cet organe se dessèche, meurt et tombe comme le ferait une feuille.

Autrement dit, chez ces végétaux, nous sommes en présence de deux types d'axes différents, caractérisés chacun par un certain nombre de caractères morphologiques distinctifs déjà énumérés. Les deux catégories d'axes fonctionnent donc dans deux systèmes différents. Mais il faut souligner que l'un des types, le plagiotrope, dérive de l'orthotrope.

Notons que les premières étapes du développement des *Phyllanthus* à rameaux dimorphes montrent une structure variant suivant les espèces, mais aussi en fonction des conditions extérieures. Aussi pour éliminer, en premier lieu, ce second facteur de variabilité, toutes nos observations ont été faites sur des individus cultivés en jours longs ou assez longs. Dans ces conditions, chez certaines espèces, le nombre de feuilles assimilatrices peu élevé est à peu près constant (3 par exemple chez *P. niruri* L. = *P. lathyroides* HBK. [Mexique], 4 chez *P. amarus* Schum. et Thonn. [Côte d'Ivoire], *P. odontadenius* Muell. Arg. [Côte d'Ivoire] et *P. engleri* Pax [Rhodésie]), tandis que chez d'autres, il peut être plus important et souvent, alors, beaucoup moins stable (3 à 6 feuilles assimilatrices chez *P. distichus* Muell. Arg. [Sud-Vietnam] et *P. capillaris* Schum. et Thonn. [Côte d'Ivoire], 9 à 12 chez *P. debilis* Klein ex Willd. [Antilles]).

Ces feuilles sont, soit échelonnées sur l'axe orthotrope (cas de tous les *Phyllanthus* déjà cités), soit très rapprochées les unes des autres, formant un pseudo-verticille (*P. urinaria* L. [Côte d'Ivoire], par exemple).

Quant à la différenciation plagiotrope, elle intervient plus ou moins tôt selon les espèces. Elle peut être très précoce et se produire dès la deuxième feuille au-dessus des cotylédons chez *P. engleri*; elle a lieu, au contraire, beaucoup plus tard, de la 8$^{e}$ à la 11$^{e}$ feuille chez *P. debilis*. Une fois intervenue, cette différenciation persiste et toutes les aisselles sont désormais pourvues d'un rameau plagiotrope à développement immédiat, accompagné d'un bourgeon orthotrope secondaire latent.

Chez un petit nombre d'espèces, la différenciation plagiotrope coïncide avec la transformation des feuilles en écaille (*P. urinaria*,

par exemple); chez le plus grand nombre, ces deux phénomènes ne sont pas simultanés et les dernières feuilles assimilatrices, les plus hautes sur l'axe, ont déjà, à leur aisselle, un couple de deux bourgeons. Dans ce dernier cas, le premier rameau plagiotrope est généralement émis à l'aisselle de la dernière feuille assimilatrice quand leur nombre est de 3, à l'aisselle de l'avant-dernière quand il y en a 4 ou un nombre supérieur, quoique, dans ce dernier cas, il y ait plus de variabilité.

Dans les conditions naturelles, seuls les rameaux plagiotropes interviennent dans la floraison. Leurs aisselles foliaires sont vides ou pourvues de fleurs à partir d'un certain niveau et suivant un certain ordre spécifique. Ainsi, chez *P. odontadenius* par exemple, on trouve d'abord des aisselles à inflorescence mâle (cymes unipares scorpioïdes de 5 à 9 fleurs) auxquelles succèdent, jusqu'à l'apex, des axillums femelles uniflores. Chez *P. amarus,* toute la partie distale de la zone florifère est occupée par des cymes hermaphrodites (en général biflores), après, généralement, quelques aisselles basales à inflorescences entièrement mâles.

De plus, suivant la position des rameaux plagiotropes sur l'axe orthotrope principal, on peut distinguer des variations progressives dans leur degré de floraison et dans la nature de leurs fleurs traduisant, outre l'hétérogénéité de ces rameaux successifs, l'existence de gradients dans les processus floraux. Chez la plupart des espèces étudiées, ces modifications suivent des règles précises sur les premiers rameaux plagiotropes formés. Nous nous bornerons à signaler celles que nous avons observées sur des lots d'une cinquantaine d'individus environ chez trois taxons de *P. odontadenius* et chez *P. amarus.*

Dans ces trois taxons de *P. odontadenius* (1), la zone stérile, située à la partie proximale, n'est représentée que sur les rameaux plagiotropes de rang inférieur. A partir du premier rameau plagiotrope, et à mesure que le rang du rameau augmente, on assiste à la diminution puis à la disparition de cette zone, alors que l'étendue de la zone mâle augmente progressivement. Quant à la zone femelle, elle occupe le reste du rameau. En outre, ces trois taxons, n'ayant pas le même nombre de chromosomes, vont nous permettre d'illustrer, en même temps, des variations dépendant du génotype. En effet, suivant le taxon envisagé, la zone stérile est présente sur un plus ou moins grand nombre de rameaux plagiotropes et l'importance de la zone mâle suit une progression plus ou moins rapide (fig. 2).

Chez la plupart des *Phyllanthus* que nous avons étudiés, les schémas d'installation de la floraison sont peu différents de ceux mentionnés

(1) Les trois taxons de *P. odontadenius* que nous avons analysés sont de provenances différentes, mais font tous partie de la flore ivoirienne. Leurs numérations chromosomiques, effectuées par M^me^ Mangenot, ont donné les résultats suivants :
— pour *P. odontadenius* originaire d'Abidjan : 2 n = 12;
— pour *P. odontadenius* originaire de Bouaflé : 2 n = 24;
— pour *P. odontadenius* originaire de Bouaké : 2 n = 56.
Dans la suite de l'exposé, nous désignerons ces trois *Phyllanthus* par *P. odontadenius* 12, *P. odontadenius* 24 et *P. odontadenius* 56.

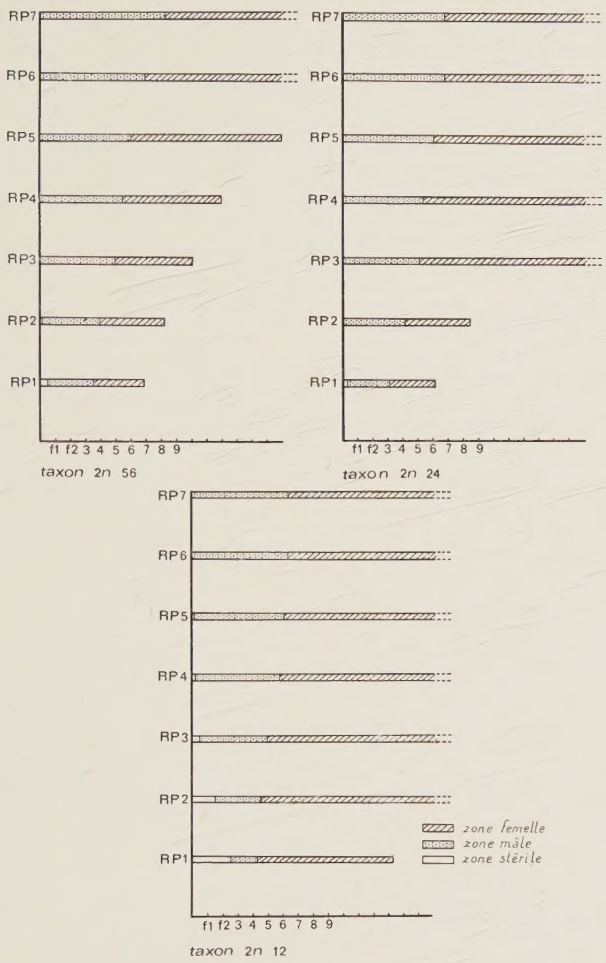



Fig. 2. — Répartition des segments stériles, mâles et femelles sur les premiers rameaux plagiotropes de plantes intactes, cultivées en jours longs, dans les trois taxons de *P. odontadenius* étudiés.

*RP 1* à *RP 7*, rameaux plagiotropes de rang 1 à 7; *f 1* à *f 9*, numéros des aisselles des rameaux plagiotropes.

ci-dessus. Cependant, *P. amarus* (1) présente certaines particularités intéressantes.

Chez ce *Phyllanthus* (fig. 3), le premier rameau plagiotrope est entièrement végétatif. Dès le deuxième rameau plagiotrope, il peut y avoir une fleur mâle, mais seulement à l'aisselle de la première préfeuille. Sur le troisième rameau plagiotrope, après la fleur mâle du

(1) En ce qui concerne *P. amarus*, nous avons eu à notre disposition plusieurs populations de différentes provenances, mais dans cet article nous avons utilisé celle de Raviart (environs de Bouaké, Côte d'Ivoire), qui montre, comme nous allons le voir, une répartition très régulière des aisselles stériles et florales et, de ce fait, constitue un excellent matériel pour l'expérimentation.

premier axillum, et une zone stérile importante, la floraison peut réapparaître mais de façon très discontinue et irrégulière selon les rameaux. Malgré cette hétérogénéité, sur l'ensemble des rameaux plagiotropes de ce rang que nous avons observés, on retrouve, après une zone médiane fleurie, où diverses structures florales interfèrent, une nouvelle zone végétative, et, à l'extrémité du rameau, quelques aisselles florales. Sur les rameaux suivants, les zones stériles diminuent peu à peu, puis disparaissent. A partir du cinquième rameau plagio-

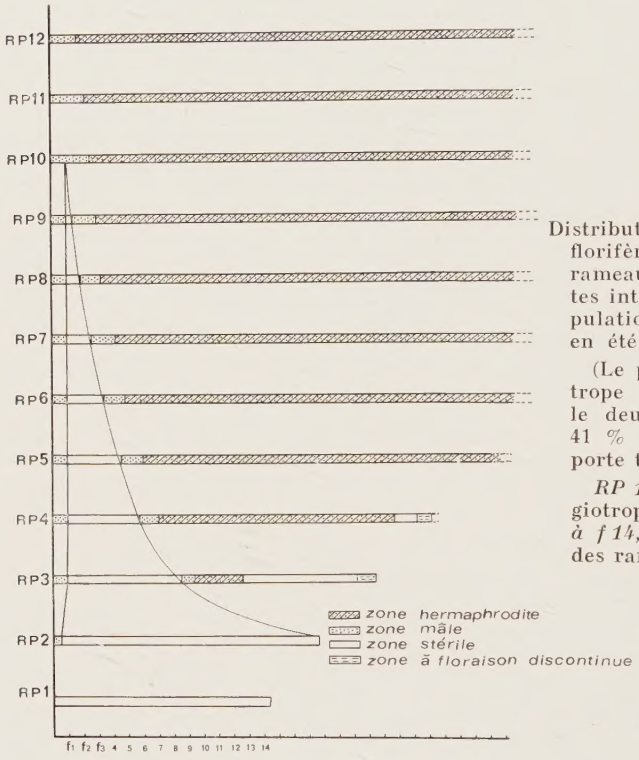



Fig. 3.

Distribution des zones stériles et florifères sur les 12 premiers rameaux plagiotropes de plantes intactes de *P. amarus* (population de Raviart), cultivées en été.

(Le premier rameau plagiotrope est entièrement stérile, le deuxième seulement dans 41 % des cas, le troisième porte toujours des fleurs.)

*RP 1 à RP 12*, rameaux plagiotropes de rang 1 à 12; *f1 à f 14*, numéros des aisselles des rameaux plagiotropes.

trope, on ne retrouve plus la zone végétative distale et la floraison s'étend jusqu'à l'extrémité du rameau avec quelques aisselles mâles, puis uniquement des cymes hermaphrodites. La zone végétative proximale, après la fleur du premier axillum, existe toujours mais son étendue est moins importante et deviendra de plus en plus réduite pour disparaître au onzième rameau plagiotrope.

Les cas qui viennent d'être examinés illustrent quelques aspects de la variabilité du phénomène floral en fonction de l'information génétique des espèces ou taxons concernés.

Voyons maintenant, en prenant comme exemple *P. amarus*, comment peuvent se traduire, dans la morphologie de la plante, des variations du milieu externe.

Nous avons déjà donné, pour cette espèce, la répartition des fleurs sur les premiers rameaux plagiotropes de plantes développées en jours longs. Si nous étudions maintenant cette répartition sur des plantes cultivées en jours courts et sous intensité lumineuse plus faible, nous observons des différences assez marquées (fig. 4) : d'abord, un retard dans l'apparition des processus floraux (au lieu de 1 à 2 on peut compter à la base en moyenne 6 à 7 rameaux entièrement végétatifs), ensuite une évolution plus lente des zones végétatives et florales, ce qui explique

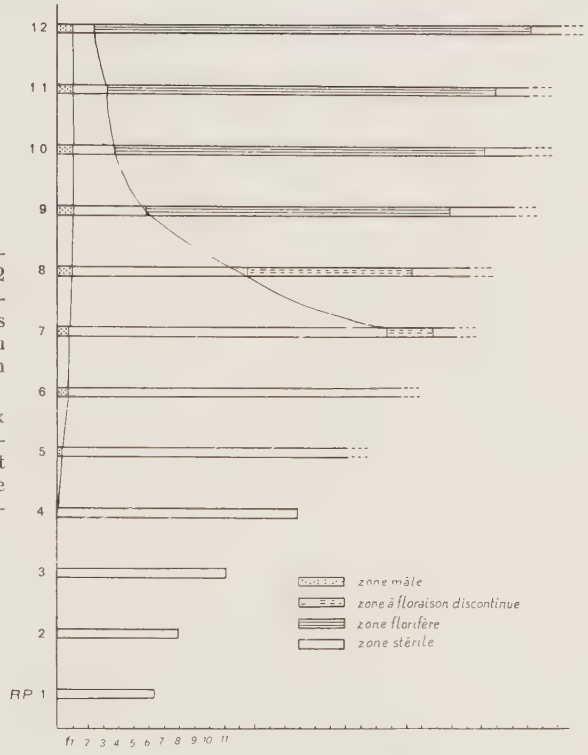



FIG. 4.

Distribution des zones stériles et florifères sur les 12 premiers rameaux plagiotropes de plantes intactes de *P. amarus* (population de Raviart), cultivées en hiver.

(Les 4 premiers rameaux plagiotropes sont entièrement stériles et ce n'est qu'à partir du huitième que tous les rameaux portent des fleurs).

que des aisselles stériles soient encore présentes sur des rameaux de rang élevé (au-delà du 12e), après la première aisselle fleurie.

Il faut souligner, enfin, que c'est seulement dans ces conditions qu'apparaissent, sur les rameaux plagiotropes, quelques rares ramifications de type végétatif. Chez *P. amarus*, ce sont des bourgeons orthotropes formés dans la partie proximale des rameaux de la base et qui restent latents, si on ne lève pas certaines corrélations inhibitrices.

Parallèlement à ces changements dans l'étendue moyenne des zones stériles et fertiles, on peut également observer, sur ces mêmes rameaux, et, liée encore à leur position sur l'axe orthotrope principal, une progression dans leur importance (nombre de feuilles initiées, longueur en fin de développement) (fig. 2 à 4). Il faut remarquer que ces varia-

tions, mises en évidence sur les premiers rameaux plagiotropes formés, n'existent plus à partir d'un certain niveau sur l'axe orthotrope principal, niveau changeant d'ailleurs avec l'espèce ou le taxon considéré.

Ainsi donc, les *Phyllanthus,* dont nous venons de schématiser brièvement le plan d'organisation, présentent, quant à ce dernier, et cela jusqu'au niveau floral, assez d'homogénéité pour servir de matériel expérimental.

La description d'un type de répartition des aisselles stériles et florales, tel que celui rencontré chez *P. odontadenius,* et qui montre une réduction, puis la disparition du segment stérile au profit de la zone florifère, à mesure qu'augmente le rang du rameau, tendrait à montrer l'existence d'une induction dans l'installation progressive du phénomène floral. D'abord, insuffisante au niveau des premiers rameaux plagiotropes édifiés, ce qui déterminerait le fait que toutes les aisselles ne soient pas fleuries, cette induction atteindrait vite un niveau suffisant pour que la floraison puisse s'étendre à l'ensemble du rameau.

Mais si des interprétations de ce genre permettent de comprendre l'installation de la floraison chez la plupart des *Phyllanthus* étudiés, il n'en est pas de même chez *P. amarus* où il est difficile d'expliquer entièrement, à l'aide de cette hypothèse, tous les faits que nous avons précédemment rapportés. En effet, à mesure que le rang du rameau plagiotrope augmente, on assiste bien encore à un accroissement des phénomènes floraux : les aisselles stériles, d'abord très nombreuses, puisque le ou les premiers rameaux plagiotropes peuvent être entièrement végétatifs, diminuent sur les rameaux suivants, tandis que la floraison, par contre, d'abord discontinue et irrégulière finit par occuper tout le rameau. Ces faits pourraient s'expliquer encore par l'intervention progressive d'une induction dans le sens floral; mais comment comprendre, en admettant une telle hypothèse de travail, qu'une zone stérile succède à la première aisselle fleurie ? Cette situation originale de *P. amarus* (sur la population de Raviart en particulier), nous a amenée à l'inclure comme élément de base dans notre matériel expérimental.

Par conséquent, sans sous-estimer l'intérêt que pourra avoir l'étude des divers types d'organisation qui peuvent être trouvés chez les *Phyllanthus,* nous nous sommes cantonnée, pour ce travail, plus spécialement tourné vers l'analyse du phénomène floral, dans l'étude de quelques génotypes caractérisés par un plan d'organisation comparable (dimorphisme très accusé de l'appareil végétatif, distribution régulière des aisselles stériles et florales), mais nous avons, par contre, exploité quelques variables existant à l'intérieur de ce type.

# ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA MORPHOGENÈSE VÉGÉTATIVE ET DU PHÉNOMÈNE FLORAL

Les gradients d'installation de la floraison, que nous venons de décrire, ont été observés sur des plantes intactes, c'est-à-dire lorsque sont présentes toutes les corrélations d'activation et d'inhibition qu'exercent, les unes sur les autres, les différentes parties du végétal maintenu dans des conditions de milieu stable. Aussi, pour essayer de saisir le déterminisme de tels gradients, a-t-on supprimé, dans les conditions écologiques déjà définies (cf. (1), page 130), certaines portions de l'individu, afin de connaître le rôle propre qu'elles jouent dans la morphogenèse « normale ». Ces ablations ont porté, soit sur des fragments d'organes très réduits, soit sur des organes ou des groupes d'organes plus ou moins importants et complexes.

La construction morphologique des *Phyllanthus* étudiés nous ayant montré qu'ils présentaient deux types d'axes fondamentaux, très différents dans leur comportement, il nous a paru intéressant d'aborder l'étude expérimentale du déterminisme de la floraison, en examinant le rôle exercé, sur ce phénomène, par le méristème édificateur de chacun de ces axes.

## *A.* — ***Rôle des méristèmes apicaux.***

### *1° Quelques aspects de la morphogenèse liés au fonctionnement du méristème terminal de l'axe orthotrope.*

*a) **Mise en évidence de quelques nouveaux gradients.*** — Si on suit le développement de la jeune plante à partir de la graine, on constate, nous l'avons vu, que le méristème du premier axe formé, orthotrope, met en place dans un ordre précis des productions latérales de divers types, feuilles et bourgeons axillaires. Ainsi, aux premiers nœuds, on n'observe pas de ramification plagiotrope; ces dernières apparaissent à partir d'un certain niveau, plus ou moins élevé selon les espèces. Rappelons aussi, à ce sujet, que les premiers rameaux plagiotropes formés par les jeunes individus, malgré leur très grande ressemblance, sont en réalité très différents les uns des autres et qu'on a pu mettre en évidence, à leur niveau, des gradients, tant en ce qui concerne leur taille que leur degré de floraison et la nature des fleurs qu'ils portent.

L'hétérogénéité des rameaux plagiotropes successifs ne se marque pas seulement sur la plante entière, comme nous venons de le voir. Expérimentalement on peut, aussi, faire exprimer à ces rameaux des

potentialités différentes qui ne se traduisent pas, ou seulement exceptionnellement, dans la morphogenèse « normale ».

En effet, lorsqu'on isole les rameaux plagiotropes du reste de la plante (en les bouturant ou en les séparant seulement des parties supérieures par section de l'axe principal au-dessus d'eux), ces rameaux sont capables, si leur apex n'est pas encore sénescent, de manifester divers comportements suivant le rang qu'ils occupaient sur l'axe orthotrope émetteur.

Ainsi, dans la grande majorité des cas, ils continuent leur croissance sur le mode plagiotrope avec, cependant, des devenirs différents suivant l'espèce envisagée : chez certaines, dont on peut prendre pour type *P. niruri,* les rameaux plagiotropes ont toujours une croissance « indéfinie » ; il en est de même, la plupart du temps, chez *P. amarus* (fig. 5 *A* et *B*), bien que chez cette dernière espèce, lorsque les rameaux ont atteint un grand développement, on puisse noter l'apparition de modifications dans la forme de leurs feuilles et la phyllotaxie.

Chez tous les *Phyllanthus* que nous venons de citer, on est en présence d'une différenciation plagiotrope autonome; celle-ci peut, toutefois, chez certains d'entre eux, comme *P. amarus,* être perturbée au bout d'un temps de fonctionnement assez long, alors que chez d'autres (*P. niruri,* en particulier), elle se prolonge indéfiniment selon le même thème.

Un comportement de ce type a déjà été signalé par Goebel (1908) chez diverses espèces végétales parmi lesquelles *P. lathyroides* HKB. en particulier. Massart (1924) l'a observé aussi sur *Araucaria excelsa* R. Br. et en a fait un début d'analyse expérimentale. Depuis, d'autres auteurs ont attiré l'attention sur des phénomènes de cet ordre rencontrés chez des végétaux très divers. Citons parmi les derniers chercheurs en date ayant exploré cette voie de recherche Carvalho (1950, 1952) qui a mis en évidence sur les rameaux plagiotropes de *Coffea arabica* L. un auto-maintien particulièrement durable et Pfirsch (1962) qui a décrit et analysé un phénomène comparable sur les stolons de *Stachys silvatica* L.

Mais ce n'est pas le seul devenir que peuvent présenter les rameaux plagiotropes de *Phyllanthus,* isolés comme il a été indiqué; il en existe d'autres.

En effet, chez *P. urinaria,* par exemple, leur croissance est limitée par la mort du méristème apical, après un développement égal ou voisin de celui qu'ils auraient eu sur la plante-mère; il en est de même chez *P. muelleranus* (O. Ktze) Exell mis à part que, dans ce cas, le développement peut être supérieur.

Enfin, chez d'autres espèces telles que *P. sublanatus* Schum. et Thonn., *P. odontadenius, P. distichus,* ils peuvent, soit arrêter leur développement comme il vient d'être signalé, soit se terminer en une fleur.

Nous venons de passer succinctement en revue les divers comportements apicaux que peuvent présenter les rameaux plagiotropes, sous-

traits partiellement (par section de l'axe principal au-dessus d'eux et ablation des bourgeons latents de la partie orthotrope restante) ou totalement (par bouturage) aux corrélations d'inhibition. Mais, il faut mentionner que les premiers rameaux plagiotropes formés sur l'axe orthotrope principal de la jeune plante, peuvent réagir de façon totalement différente : en effet, leur méristème terminal peut réverser à l'orthotropie, traduisant ainsi, par des réactions morphologiques difficilement décelables sur la plante entière, un état différent de celui des rameaux plagiotropes élaborés plus tard. De plus, cette poten-

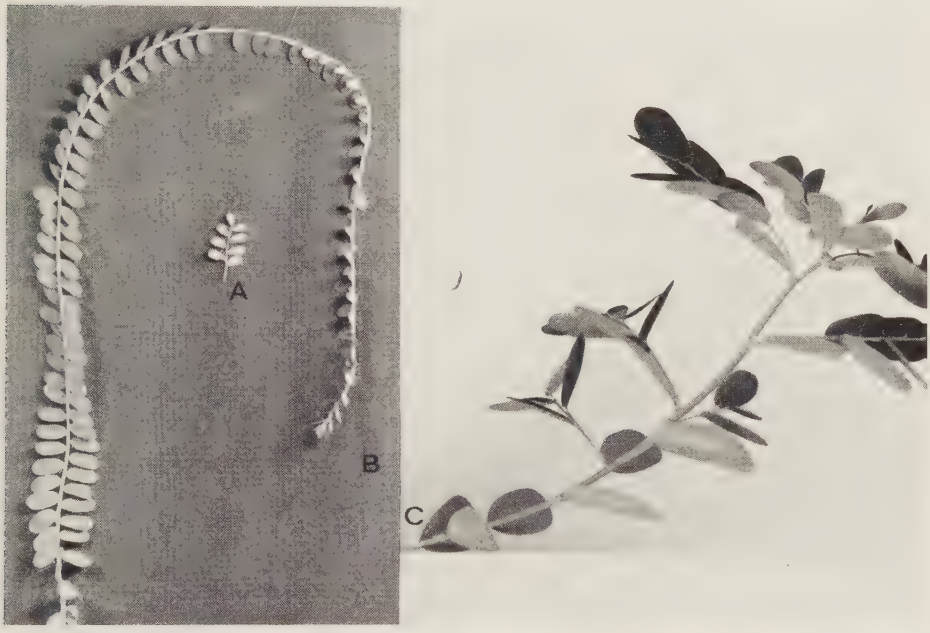



Fig. 5. — Devenir du premier rameau plagiotrope de *P. amarus*.

*A*. Rameau plagiotrope sur plante intacte à croissance limitée.

*B*. Rameau plagiotrope à croissance « illimitée » après avoir été soustrait à l'influence des portions supérieures du végétal.

*C*. Rameau plagiotrope isolé de la même façon qu'en *B*, mais montrant, d'abord, une croissance plagiotrope, puis, des termes de transition entre les structures plagiotrope et orthotrope avant de passer à la construction orthotrope typique.

tialité que possèdent les premiers rameaux plagiotropes n'est pas également répartie sur tous ceux de la région basale des individus. Chez *P. amarus*, par exemple, ce phénomène déjà assez rare sur le premier rameau plagiotrope (fig. 5 *C*) est exceptionnel sur le deuxième et ne se produit jamais sur ceux de rang plus élevé (Bancilhon, 1966). Il n'en est pas de même chez *P. distichus* où cette transformation est plus fréquente et n'intervient pas seulement sur le premier rameau plagiotrope mais aussi sur un certain nombre des rameaux suivants (nous l'avons observée sur des rameaux de rang 1 à 7) (fig. 6).

Ainsi, nous avons pu mettre en évidence un nouveau type d'hétérogénéité des rameaux plagiotropes, concernant cette fois-ci, l'installation progressive de la différenciation plagiotrope : suivant leur position de plus en plus élevée sur l'axe orthotrope principal, les rameaux plagiotropes montrent, en effet, un gradient de possibilités de plus en plus faibles de réversion à l'orthotropie.

Chez une autre espèce, *P. odontadenius* 56, l'étude du comportement des rameaux plagiotropes, isolés de la portion du végétal située au-dessus d'eux, révèle un phénomène dont nous aurons l'occasion de reparler plus loin mais dont il convient de signaler, dès maintenant, l'existence, à propos de la mise en évidence de propriétés inégalement réparties. En effet, soustraits à un même stade phénologique relativement précoce de leur développement (2 feuilles étalées), les 7 premiers rameaux plagiotropes, chez cette espèce, peuvent présenter, comme nous l'avons déjà mentionné, la particularité de se terminer par une fleur. Mais, il est intéressant de noter que cette floraison terminale intervient après un temps de croissance du rameau d'autant plus réduit que celui-ci est d'un rang moins élevé sur la plante (J. Reynaud) (1) (fig. 7).

Fig. 6. — Réversion à l'orthotropie, après un certain temps de croissance plagiotrope, observée sur le rameau plagiotrope de rang 4 bouturé, chez *P. distichus*.

La relation de l'évolution de cette propriété vient s'ajouter aux divers types de gradients dont nous avons déjà signalé l'existence et qui peuvent, les uns s'exprimer sur la plante entière et faire ainsi partie intégrante de la morphogenèse « normale » du végétal, alors que les autres ne peuvent se manifester qu'après levée de certaines corrélations.

Dans le but de tenter, au moins un début d'analyse du déterminisme de ces faits, nous avons essayé de situer les responsabilités du méristème de l'axe orthotrope dans ces phénomènes.

*b)* ***Rôle « organisateur » du méristème terminal orthotrope.*** — Outre les divers rôles joués par ce méristème dont, en particulier, celui de donner naissance à l'ensemble des tissus sous-jacents, il possède la propriété d'orienter dans certains sens leur devenir.

Nous avons déjà signalé (L. Bancilhon, 1965) que, chez des espèces de *Phyllanthus* à rameaux dimorphes, la destruction micro-chirurgicale

(1) Dans un Diplôme d'Etudes Supérieures soutenu à la Faculté des Sciences d'Orsay, le 10 janvier 1968.

du méristème apical de l'axe orthotrope juste au-dessus d'un primordium (1) très petit de rameau plagiotrope (il faut même que ce soit un initium (1) chez certaines espèces) détermine l'orientation de ce dernier dans le sens orthotrope. Nous en avons conclu que la différenciation d'un méristème latéral dans le sens plagiotrope est sous la dépendance du méristème de l'axe orthotrope qui joue, vis-à-vis de lui, un rôle organisateur.

Notons que cette influence organisatrice disparaît à une certaine distance de l'apex de l'axe principal, ce qui explique la nature orthotrope du second bourgeon du couple axillaire. En effet, ce dernier,

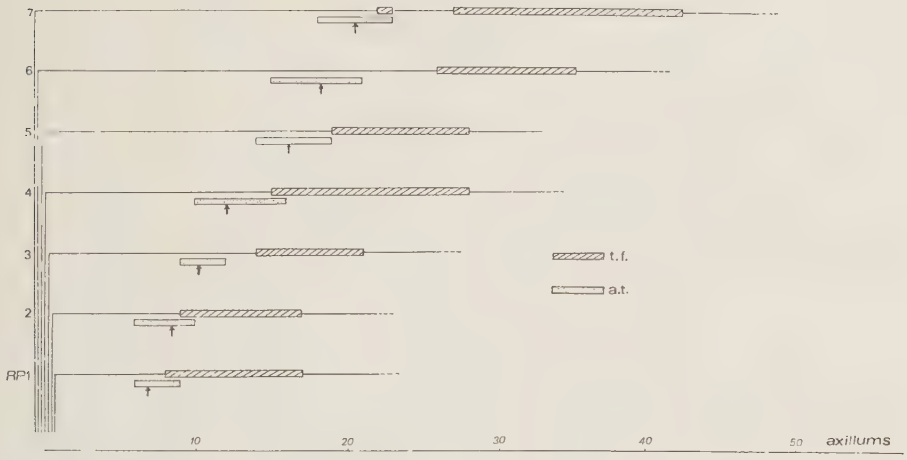



Fig. 7. — Sur chacun des rameaux plagiotropes de rang 1 à 7 de *P. odontadenius* 56, isolés du sommet du végétal au stade phénologique de deux feuilles étalées, on a représenté en hachuré la zone de transformation des méristèmes apicaux en fleurs *(t. f.)*. En dessous de chaque rameau, on a indiqué en pointillé l'éventail d'arrêt du rameau plagiotrope témoin de même rang sur plante intacte *(a. t.)*. (La flèche indique le nombre moyen de feuilles initiées par ce rameau à la fin de son développement.)

comme nous l'avons déjà dit, étant initié plus tard que le plagiotrope, se trouve, au moment de sa formation, vraisemblablement trop loin du méristème orthotrope principal et n'est, alors, plus soumis à son action.

Mais nous avons précédemment mis l'accent sur la diversité de structure et de fonctionnement des différents rameaux plagiotropes et montré l'existence de modifications progressives en fonction de leur rang.

(1) Indiquons, tout d'abord, qu'ontogéniquement la feuille est initiée en premier lieu, puis son bourgeon plagiotrope et ensuite son bourgeon orthotrope. Nous avons appelé primordiums, les premiers stades visibles des rameaux plagiotropes et ébauches, les stades plus avancés. Nous désignons par initiums les sites où apparaîtront les futurs primordiums, les premiers d'entre eux sont facilement repérables grâce aux feuilles bractées déjà présentes.

Connaissant maintenant le rôle déterminant du méristème orthotrope dans l'orientation vers la plagiotropie des méristèmes qu'il a produits, on peut envisager une explication simple du déterminisme des gradients que nous avons exposés ci-dessus. Les productions latérales, édifiées par le méristème terminal orthotrope depuis la germination de la graine, présenteraient des différences liées à des changements dans le fonctionnement de ce méristème. En particulier, le rôle organisateur dans le sens plagiotrope ne serait acquis qu'après un certain temps de développement de la jeune plante, ce qui expliquerait l'absence de ramifications plagiotropes durant les premiers stades suivant la germination. De plus, une fois acquis, ce rôle pourrait être, au début, insuffisant, ce qui permettrait de comprendre le comportement particulier des rameaux plagiotropes de la base de l'axe principal à propos desquels nous avons déjà signalé qu'ils présentaient la propriété, décroissant avec leur rang, de retour vers l'orthotropie.

D'autres faits, que nous verrons plus loin, étayeront notre appréciation sur les changements de fonctionnement du méristème orthotrope depuis la germination, se traduisant par un pouvoir organisateur de plus en plus efficace. En particulier, une justification ressortira de l'analyse, que nous allons aborder maintenant, du degré d'induction plagiotrope en fonction du stade ontogénique atteint par le méristème récepteur.

*c) **A propos d'aspects quantitatifs concernant le processus d'induction de la différenciation plagiotrope.*** Nous avons montré que, chez les *Phyllanthus* à rameaux végétatifs dimorphes, la destruction du méristème orthotrope au-dessus d'initiums, voire même chez certaines espèces, au-dessus de très jeunes primordiums de rameaux plagiotropes, détermine le développement de ceux-ci en ramifications orthotropes secondaires.

Si l'intervention est pratiquée, maintenant, au-dessus d'ébauches plus évoluées, celles-ci donnent naissance à des rameaux plagiotropes typiques montrant un devenir identique à celui que ces rameaux avaient présenté après suppression des corrélations provenant du sommet de la plante. L'induction reçue de la part du méristème terminal orthotrope a atteint, à ce stade, un seuil suffisant pour que la plagiotropie devienne, pour ces rameaux, une propriété fixée.

Reste à examiner, à présent, ce qui se produit si on intervient à des stades intermédiaires entre les deux situations extrêmes déjà présentées. Dans ce cas, le développement des méristèmes latéraux, plus ou moins induits à la plagiotropie, conduit à la formation d'une gamme de structures intermédiaires. Les types observés varient avec les espèces envisagées.

Ainsi, chez certains *Phyllanthus* ligneux (*P. distichus, P. muelleranus, P. juglandifolius* Willd, etc.), nous avons constaté des rameaux commençant leur fonctionnement sur le mode plagiotrope, puis présentant des caractères des deux types d'axes avant de réverser à l'orthotropie. La portion plagiotrope est, d'ailleurs, plus importante

et plus nette pour les ébauches que pour les primordiums et cela d'autant plus que les ébauches où les primordiums étaient plus avancés dans leur développement au moment du traumatisme (fig. 8 *A*).

Par contre, chez un certain nombre d'espèces herbacées (*P. urinaria, P. amarus, P. odontadenius* 24, en particulier), les rameaux intermédiaires obtenus présentent, à l'inverse, un début de fonctionnement orthotrope avant de passer à la plagiotropie. La portion orthotrope est, alors, d'autant moins grande que l'ontogénie des primordiums et des ébauches de rameaux plagiotropes était plus poussée lors de l'intervention expérimentale (fig. 8 *B*).

Peut-être une analyse plus approfondie de ce que nous avons observé chez *P. capillaris* permettra-t-elle d'apporter des éléments à la compréhension du déterminisme de cette différence de comportement. Voici la relation de l'expérimentation menée chez cette espèce, expérimentation rendue délicate par le fait que l'apex méristématique peut se régénérer facilement (dans 80 % des cas environ) aux dépens de fragments de celui-ci. Par suite, chez ce végétal, il est difficile d'isoler définitivement de l'apex une ébauche déterminée. Il n'en reste pas moins vrai que, dans les cas, malheureusement pas très nombreux, où nous y sommes tout de même arrivée, les résultats obtenus dépendent du niveau où l'opération a été pratiquée.

Si, sur de jeunes plantes, ayant de 1 à 2 rameaux plagiotropes étalés, on pratique l'ablation du méristème orthotrope au-dessus des dernières productions latérales présentes à l'apex lorsqu'elles mesurent moins de 100 μ ou même, parfois, au-dessus de leur futur emplacement, on assiste à la formation de structures intermédiaires présentant, à leur base, une partie plagiotrope plus ou moins importante puis réversant à l'orthotropie.

Dans les cas où on a opéré à des niveaux plus élevés, sur des individus présentant alors 9 à 15 ou 18 à 23 rameaux plagiotropes étalés, on a obtenu deux types de rameaux intermédiaires, soit, au début, plagiotropes puis devenant orthotropes, soit, à l'inverse, débutant par une portion orthotrope et passant ensuite à la plagiotropie.

Or, *P. capillaris* est un petit arbuste (Hutchinson et Dalziel, 1954), mais qui présente la particularité de fleurir à un stade précoce de son développement. La variété des réactions observées à partir des diverses formations plagiotropes, livrées à elles-mêmes du fait de la suppression du méristème orthotrope sus-jacent, peut donc, sans doute, être considérée, chez cette espèce, comme le fruit d'une différenciation progressive des rameaux plagiotropes soulignant, une fois de plus, leur hétérogénéité. Peut-être, doit-on étendre une conclusion de ce type aux autres *Phyllanthus*. Un fait, déjà signalé, pourrait être considéré comme corroborant cette opinion : chez les espèces herbacées, les rameaux plagiotropes, premiers formés, présentent, nous l'avons déjà dit, une particularité les séparant de ceux, situés plus haut, sur l'axe principal orthotrope; ils peuvent réverser à l'orthotropie. Ce phénomène se produit après un développement typique-

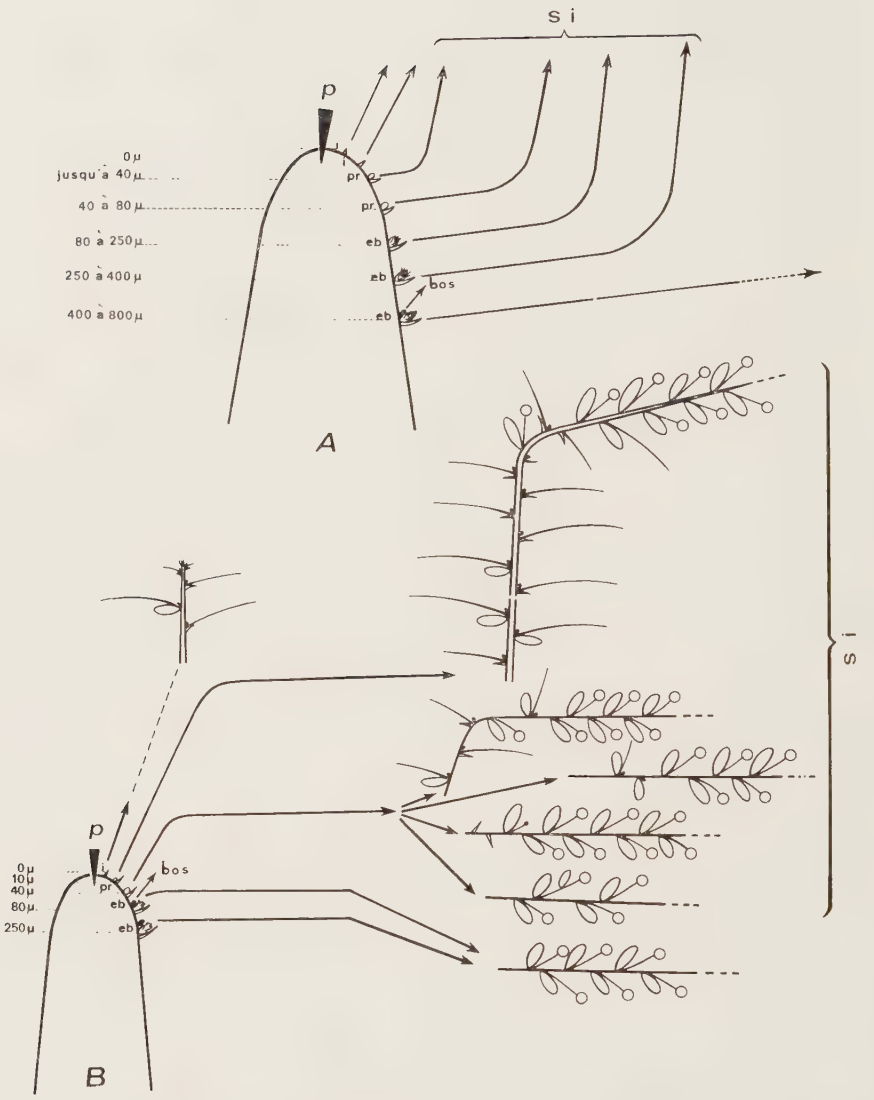



Fig. 8. — Représentation schématique des divers comportements manifestés par les ébauches de rameaux plagiotropes contenues dans le bourgeon orthotrope terminal après traumatisme du méristème apical.

*A*. Chez un *Phyllanthus* ligneux *(P. distichus)*.

*B*. Chez un *Phyllanthus* herbacé *(P. amarus)*.

Chez ce dernier, à côté du résultat schématisé, nous avons indiqué, pour chaque ébauche, une des structures réellement obtenues mais en représentant toutes les émissions latérales qu'elle porte dans un seul plan.

En *A* et *B*, nous avons réuni, par une accolade, toutes les structures intermédiaires observées *(si)* et nous avons donné, pour chaque ébauche, ses dimensions au moment de l'intervention.

*p*, piqûre; *i*, initium; *pr*, primordium; *éb*, ébauche; *bos*, bourgeon orthotrope secondaire.

Pour la clarté du schéma, toutes les ébauches de rameaux plagiotropes ont été représentées d'un seul côté de l'apex.

ment plagiotrope. Ce caractère paraît être lié à ces rameaux car ceux formés plus tard, nous l'avons vu, réagissent de manière différente à une insuffisance d'induction en provenance du méristème orthotrope.

Quelle que soit la signification profonde de ce phénomène, il existe et ajoute un caractère supplémentaire accentuant l'hétérogénéité des ramifications plagiotropes d'une même plante. En outre, envisagé à l'échelle de chacune des espèces, il correspond à l'expression d'un aspect quantitatif d'induction, provenant du méristème terminal orthotrope. Cette induction serait d'abord insuffisante puis, au bout d'un certain temps, suffisante pour aboutir à l'auto-maintien de la différenciation plagiotrope au niveau du rameau latéral. A ce propos, il est intéressant de noter, maintenant, une observation concernant l'évolution du rôle organisateur du méristème orthotrope.

Opérant sur *P. distichus*, on a pu établir, indirectement, les limites de l'efficacité organisatrice du méristème orthotrope terminal en fonction du stade de développement des individus sur lesquels on a expérimenté. Ainsi, chez de jeunes individus ayant de 1 à 5 rameaux plagiotropes étalés, des primordiums de rameaux plagiotropes de 20 µ présentent déjà la marque de l'action du méristème orthotrope; la réversion est encore possible pour des ébauches mesurant moins de 300 µ. Par contre, chez des individus de la même espèce, mais plus avancés dans leur développement (ayant 10 à 15 rameaux plagiotropes étalés), l'action organisatrice s'est déjà fait sentir au niveau d'initiums et, dès 160 µ, une ébauche est définitivement engagée dans la voie plagiotrope. Ces observations nous semblent confirmer l'évolution du méristème orthotrope dont le rôle organisateur présente un gradient d'activité, celui-ci étant nul ou moins important pour les plantes dans les jeunes stades et ensuite devenant de plus en plus accusé à mesure que le stade de développement de ces végétaux est plus avancé. Soulignons que cette évolution dans les propriétés organisatrices du méristème de l'axe orthotrope principal est un des éléments permettant d'apprécier la différenciation progressive de cet axe au cours de son développement.

Chez des individus de *P. amarus* (provenant de graines originaires de Bouaké), arrivés à un stade avancé de leur développement, la capacité d'induction du méristème terminal orthotrope peut, même, être telle qu'elle est alors capable d'influencer le devenir du méristème qui, dans la série axillaire habituelle, donne naissance, au cours de la morphogenèse « normale », au bourgeon secondaire orthotrope. Ainsi, observant des individus âgés de cette espèce, cultivés en jours courts et sous intensité lumineuse faible, on peut remarquer, sur l'axe principal, la présence d'aisselles foliaires comportant non plus un bourgeon orthotrope et un axe plagiotrope, mais deux axes plagiotropes ou bien un axe plagiotrope et un rameau présentant à la fois des caractères orthotropes et plagiotropes.

Nous avons également observé ce phénomène chez une variété de

*P. niruri.* Outre l'intérêt qu'il présente de donner une nouvelle illustration de l'évolution du méristème orthotrope au cours du développement du végétal, il fournit un jalon qui permettra, peut-être d'analyser le déterminisme de la transformation directe du méristème orthotrope en méristème plagiotrope, transformation se produisant normalement et régulièrement chez certaines espèces (*P. emblica L.* par exemple) dont nous n'avons pas envisagé l'étude ici.

Revenons maintenant au cas de *P. distichus.* A son sujet, il faut souligner que les chiffres fournis ne sont pas valables pour l'ensemble des *Phyllanthus.* En effet, pour des individus ayant atteint un stade de croissance très voisin (1 à 5 rameaux plagiotropes étalés pour *P. distichus,* 1 à 2 pour *P. capillaris*), l'ébauche latérale de *P. capillaris* est engagée dans la voie plagiotrope auto-maintenue dès 100 µ alors que, chez *P. distichus,* la propriété plagiotrope devient une propriété fixée pour une ébauche de 300 µ environ. Nous pourrions multiplier les exemples du même type qui montrent que, suivant le génotype, le méristème orthotrope des *Phyllanthus* présente apparemment des capacités organisatrices différentes.

Cette observation prend place, tout naturellement, comme un élément complémentaire dans l'évolution des modalités d'induction de la différenciation plagiotrope chez les végétaux, signalée ailleurs (Nozeran, 1968; Nozeran, Bancilhon et Neville, 1969). En effet, suivant les végétaux considérés, elle est le fait soit d'un ensemble d'organes comme cela a été décrit, par exemple, chez *Stachys sylvatica* L. (Pfirsch, 1962, 1965), soit de portions plus réduites, méristématiques de l'apex de l'axe orthotrope, comme c'est le cas chez les *Phyllanthus.* Sous le rapport de l'induction vers la plagiotropie, le rôle organisateur est dévolu à une portion restreinte du végétal, ce qui n'est pas sans rappeler ce qui a été décrit pour le centre organisateur au cours de l'embryogenèse de certains animaux.

Il n'est certainement pas sans intérêt de déterminer si l'induction organisatrice, se traduisant par la détermination plagiotrope au niveau des bourgeons secondaires, ne peut pas faire sentir ses effets sur d'autres territoires méristématiques que le champ morphogénétique donnant naissance à la feuille et à ses productions axillaires.

Pour répondre à cette question, nous avons utilisé des *Phyllanthus* susceptibles de régénérer de nouveaux axes à partir de portions réduites du méristème principal orthotrope : *P. distichus* et *P. capillaris.* Chez ces deux espèces, on détruit, plus ou moins largement, par une piqûre verticale axiale, la portion la plus apicale du méristème terminal. Des régénérations d'axes peuvent intervenir alors dans la zone périphérique de ce méristème. On contrôle facilement qu'il s'agit bien de régénérations et non du développement d'initiums préformés en vérifiant que les axes examinés sont dépourvus de feuille axillante.

Toutes les régénérations produites de cette façon, chez *P. distichus,* sur de jeunes individus (1 à 5 rameaux plagiotropes étalés),

comme sur des individus à des stades de développement avancés (10 à 15 rameaux plagiotropes étalés), présentent la même structure : on obtient des axes orthotropes apparemment identiques en tout point à celui qui aurait été formé par le méristème apical s'il n'avait pas été supprimé.

Par contre, chez *P. capillaris* et lorsque l'expérimentation a eu lieu sur des individus âgés (9 à 23 rameaux plagiotropes étalés), les régénérations conduisent à des axes montrant des structures diverses. Le plus souvent, on observe des tiges présentant des feuilles assimilatrices en grand nombre, mais mêlées à des feuilles écailleuses groupées en petites zones. A l'aisselle de toutes ces feuilles, on note, le plus souvent, la série bigemmée habituelle; mais, parfois, particulièrement dans les régions où les feuilles assimilatrices sont nombreuses, on peut constater la présence d'aisselles abritant soit seulement une inflorescence ou une structure proche de celle-ci, soit une inflorescence accompagnée d'un bourgeon orthotrope latent, ou d'un rameau plagiotrope, ou d'un rameau intermédiaire entre la construction plagiotrope et florale, soit une composition encore plus complexe comportant, au centre, un rameau plagiotrope encadré de part et d'autre par une inflorescence ou d'un côté, par une inflorescence et de l'autre, par un bourgeon orthotrope. Quant à la phyllotaxie de ces rameaux, elle est généralement alterne, au 2/5, mais, à leur base, et aux niveaux où il y a de nombreuses feuilles assimilatrices cette disposition peut être perturbée et les feuilles tendent à s'insérer sur deux génératrices. Il est intéressant de signaler que sur les régénérations obtenues à partir d'individus ayant 9 à 15 rameaux plagiotropes étalés, la fréquence et l'étendue des diverses modifications exposées ci-dessus est moins importante que sur les axes régénérés observés à partir d'individus ayant de 15 à 23 rameaux plagiotropes étalés.

Il existe aussi d'autres cas de régénérations, moins fréquents, qui conduisent à des axes pourvus uniquement de feuilles écailleuses mais présentant, parfois, dans leur partie basale, une phyllotaxie légèrement perturbée et rarement une aisselle transformée, en partie, en structure florale.

Notons que tous les axes que nous venons de décrire finissent par fonctionner en orthotrope typique.

De la complexité des structures observées, il faut retenir, nous semble-t-il, qu'elles montrent, dans leur partie proximale, des caractéristiques conjointes d'axes plagiotropes et orthotropes. Certaines d'entre elles, au début de leur croissance, manifestent une tendance très marquée vers la construction plagiotrope.

Cette expérience est riche d'enseignements. Elle permet de mettre en évidence que, chez ce *Phyllanthus,* et au moins pour les stades avancés de développement où l'expérimentation a eu lieu, le rôle organisateur n'est pas dévolu à l'ensemble des tissus méristématiques surmontant les premiers initiums d'organes. C'est la partie la plus apicale qui joue, à ce sujet, le rôle actif. La zone périphérique reçoit,

avant même qu'elle soit le début du siège de l'organogenèse, une influence « plagiotropisante » venant de la portion centrale. Suivant la localisation du fragment qui régénère, on a des productions présentant plus ou moins de caractères plagiotropes. Cette diversité de morphogenèse est liée à la quantité d'induction reçue, donc très vraisemblablement à la position qu'avait dans la zone périphérique du méristème apical la portion qui a régénéré. Autrement dit, suivant que la régénération s'est faite à partir de telle ou telle partie, le nouvel axe présente un ensemble de caractères orthotropes et plagiotropes dosés de façon différente à la fois en qualité et en quantité. L'influence organisatrice de l'ultime apex de l'axe se fait donc sentir sur les tissus méristématiques qui le bordent avant même que ceux-ci soient engagés dans la voie organogène.

Il est intéressant de signaler que les résultats observés, chez cette espèce, sont différents lorsqu'on opère sur des individus jeunes (ayant 1 à 2 rameaux plagiotropes étalés). Les régénérations sont alors comparables à celles obtenues chez *P. distichus,* c'est-à-dire qu'elles reproduisent un même type d'axe que celui qui aurait été édifié par le méristème non détruit. A peine note-t-on comme différence la production d'un petit nombre de feuilles assimilatrices, le plus souvent, une seule.

Cette dernière remarque conduit à la confirmation de deux propositions que nous avons déjà avancées. Nous appuyant sur l'expérimentation menée chez *P. capillaris,* nous pouvons affirmer que le méristème de l'axe orthotrope évolue au cours du développement du végétal à partir de la graine; après avoir été non inducteur, il acquiert progressivement un rôle organisateur qui ne se fait pleinement sentir qu'après un certain temps de croissance du végétal. En outre, la comparaison entre les résultats obtenus chez *P. capillaris* et chez *P. distichus* nous conduit à confirmer que, suivant le génotype, les propriétés organisatrices du méristème orthotrope sont plus ou moins actives. Il est vrai que *P. distichus* étant un arbre, il n'avait peut-être pas acquis le maximum de ses possibilités au moment de l'expérience bien qu'il ait déjà une taille importante.

*d) **Plagiotropie et floraison.*** — Ainsi, avons-nous mis en évidence un rôle important du méristème terminal de l'axe orthotrope des *Phyllanthus* à rameaux dimorphes. Il oriente vers un type de morphogenèse plagiotrope, donc différent du sien, des méristèmes latéraux dont il est à l'origine de la formation.

Dans la morphogenèse « normale », les fleurs, chez ces *Phyllanthus,* étant portées par ces axes différenciés, il pourrait venir à l'esprit que le méristème orthotrope exerce aussi un rôle dans les phénomènes de floraison.

Cette position pourrait trouver une justification à la suite de l'étude des structures provenant de la réversion de primordiums ou de jeunes ébauches à destinée normalement plagiotrope provoquée expérimentalement par destruction, au-dessus d'elles, du méristème orthotrope

organisateur. Sur ces structures, en effet, nous n'avons observé des fleurs que sur les portions présentant des caractères de rameau plagiotrope. Quand la plagiotropie est définitivement acquise, la floraison se déroule, sur ces rameaux, de la même façon que si le traumatisme n'avait pas été effectué.

Mais il n'en reste pas moins vrai qu'induction plagiotrope n'implique pas, *ipso facto,* induction florale et que les phénomènes de plagiotropie et de floraison peuvent être dissociés. Il suffit de se rappeler que, chez les jeunes individus de la plupart des *Phyllanthus* herbacés et pendant beaucoup plus longtemps chez les ligneux, on peut observer des rameaux plagiotropes sans qu'il y ait floraison.

Il faut signaler aussi que, sur les axes issus de la régénération du méristème sous-apical de *P. capillaris,* on peut noter la production de fleurs à l'aisselle de feuilles écailleuses, disposées en phyllotaxie alterne au 2/5, cette floraison s'étant produite, dans ce cas, au niveau de portions d'axes présentant, au moins en ce qui concerne la morphologie externe, des caractères très nets de rameau orthotrope.

On peut conclure de ces observations que la détermination florale, chez les *Phyllantus* à rameaux dimorphes, n'est absolument pas liée à la plagiotropie. Si le rôle organisateur du méristème orthotrope intervient dans le phénomène floral, cela ne peut se faire que d'une manière indirecte. Il convient donc de rechercher ailleurs l'origine de l'orientation dans le sens floral.

### *2° Rôles et évolution du méristème terminal plagiotrope.*

Mis en place et orientés vers la plagiotropie par le méristème terminal orthotrope, ces rameaux vont montrer, par rapport à l'axe qui leur a donné naissance, outre les différences morphologiques très importantes que nous avons décrites, des caractéristiques particulières et remarquables. Ils ont, nous l'avons déjà noté, un développement immédiat et, du moins dans leurs jeunes stades, ne sont pas influencés par des corrélations d'inhibition venues du haut. De plus, par rapport à l'axe orthotrope, les rameaux plagiotropes de rang assez élevé (le 8e par exemple), ont une vitesse d'organogenèse au minimum deux fois plus rapide sur la plante entière, au moins pendant une grande partie de leur étalement, ou bien, d'une manière constante, lorsqu'ils sont expérimentalement isolés des processus inhibiteurs venant des portions supérieures du végétal (fig. 9). Cependant, il faut signaler que les rameaux plagiotropes de la base, et, en particulier le premier, soustraits aux processus inhibiteurs n'atteignent qu'au bout d'un certain temps de croissance ce rythme d'initiation accru; au début de leur développement, et ceci est vrai aussi pour les rameaux correspondants de la plante intacte, la vitesse d'initiation foliaire est seulement un peu supérieure à celle de l'axe orthotrope (fig. 10). Ce comportement particulier des premiers rameaux plagiotropes formés met en évidence, une fois encore, un gradient de différenciation

au niveau de ces axes à développement immédiat en fonction de leur position sur l'axe orthotrope.

Cette constatation, jointe à toutes celles que nous avons déjà mentionnées, apporte un argument supplémentaire à l'évolution de l'action

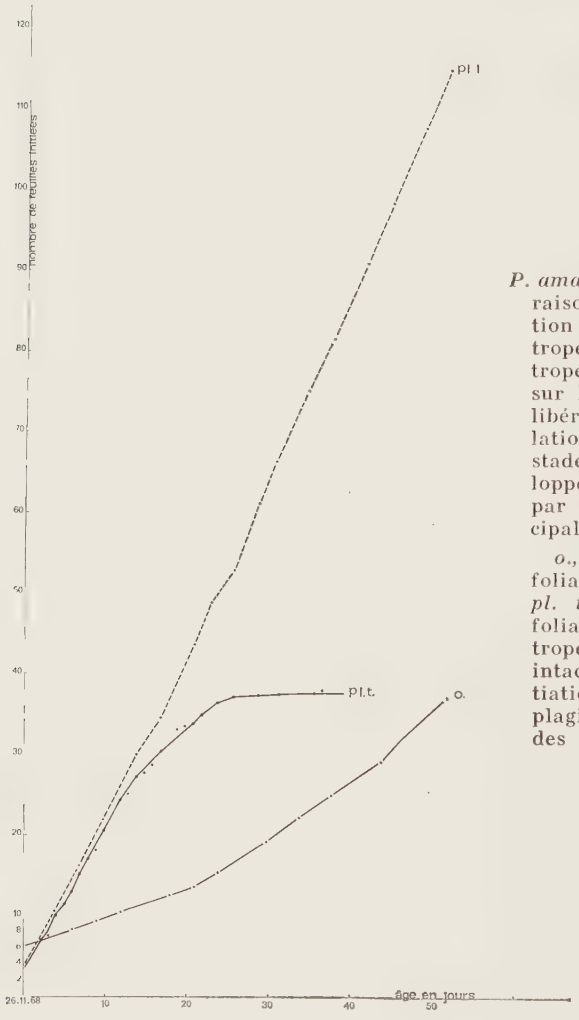



Fig. 9.

*P. amarus* [Raviart]. Comparaison du rythme d'initiation foliaire de l'axe orthotrope et du rameau plagiotrope de rang 8 choisi, soit sur la plante intacte, soit libéré de certaines corrélations d'inhibition à un stade précoce de son développement (0,25 à 0,50 mm), par section de l'axe principal au-dessus de lui.

*o.*, courbe d'initiation foliaire de l'axe orthotrope ; *pl. t.*, courbe d'initiation foliaire du rameau plagiotrope de rang 8 sur plante intacte ; *pl. l.*, courbe d'initiation foliaire du rameau plagiotrope de rang 8 libéré des corrélations.

du méristème orthotrope amenant la mise en place de rameaux plagiotropes de types divers et dont les premiers possèdent de nombreux points de ressemblance avec l'axe orthotrope.

Quoi qu'il en soit, pour un rameau plagiotrope déterminé, s'il est certain qu'aux tous premiers stades, l'intervention du méristème orthotrope est déterminante, on peut se demander si, tout au long du développement de ce rameau plagiotrope, cette action se pour-

suit de la même façon. Les portions du végétal sus-jacentes à un rameau plagiotrope jouent, sans aucun doute, un rôle sur celui-ci, ne serait-ce que, à partir d'un certain stade, pour ralentir sa croissance, voire même l'arrêter.

Mais dans l'immédiat, nous nous sommes fixés d'essayer de déterminer quel pouvait être le rôle intrinsèque du méristème plagiotrope.

Il est clair que c'est à partir du fonctionnement de ce méristème que s'édifie l'axe et que s'ébauchent les formations qu'il porte : feuilles, ramifications axillaires, en particulier florales.

FIG. 10.

*P. amarus* [Raviart]. Comparaison du rythme d'initiation foliaire de l'axe orthotrope et du rameau plagiotrope de rang 1 choisi, soit sur la plante intacte, soit libéré de certaines corrélations d'inhibition à un stade précoce de son développement (0,25 à 0,50 mm), par section de l'axe principal au-dessus de lui.

*o.*, courbe d'initiation foliaire de l'axe orthotrope; *pl. t.*, courbe d'initiation du rameau plagiotrope de rang 1 sur plante intacte; *pl. l.*, courbe d'initiation foliaire du rameau plagiotrope de rang 1 libéré des corrélations.

(Sur cette dernière courbe, on peut constater l'existence d'un palier transitoire qui coïncide avec l'arrêt du rameau plagiotrope sur plante intacte.)

Connaissant la propriété organisatrice du méristème terminal orthotrope vis-à-vis des méristèmes axillaires, on pouvait se demander si le méristème plagiotrope ne jouait pas un rôle comparable, mais dans un autre système de différenciation, pour ses aisselles méristématiques, en particulier pour celles qui vont évoluer en fleurs. Nous avons donc mis à l'épreuve cette hypothèse. Pour cela, nous avons eu la chance de pouvoir opérer sur un matériel végétal adéquat. Il s'agit de *P. amarus* (population de Raviart), espèce chez laquelle, dans les conditions normales, existent, comme nous l'avons signalé au début de ce travail, un certain nombre de rameaux plagiotropes, de rang peu élevé, présentant toujours une fleur à l'aisselle de leur première feuille, puis une zone vide de productions axillaires, dont l'importance diminue avec le rang du rameau, suivie à nouveau d'aisselles florales.

Opérant en hiver, sur des rameaux plagiotropes du 8e au 12e rang, à l'état de primordiums ou d'ébauches mesurant moins de 250 μ dont l'apex est bien plus facilement accessible que celui de ces mêmes axes lorsqu'ils sont développés, nous avons donc supprimé la portion centrale du méristème terminal. Lorsque cette ablation a lieu sur des rameaux qui, lors de l'intervention, ont une longueur inférieure ou égale à 80 μ et sont alors à l'état de primordiums, pourvus au plus de deux ébauches de feuilles à peine discernables, on constate qu'à l'aisselle de leur première feuille, on ne trouve pas, parfois, la fleur habituelle qui, pourtant, est présente sur tous les pieds témoins. L'axillum peut être vide ou abriter un bourgeon végétatif orthotrope (fig. 11 et tableau I). Certes, dans cette expérience, le nombre de bourgeons

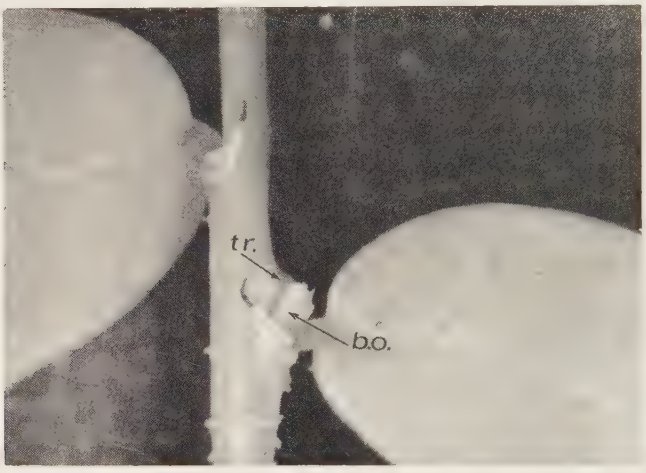



Fig. 11. — Sur le rameau plagiotrope de rang 10 de *P. amarus* [Raviart], obtention, à la première aisselle, d'un bourgeon végétatif orthotrope *(b. o.)* à la place de la fleur mâle habituelle, après traumatisme du méristème apical de ce rameau lorsqu'il était à l'état d'ébauche avec une seule feuille initiée, c'est-à-dire lorsqu'il mesurait moins de 50 μ.

Le bombement situé au-dessus de l'aisselle de la feuille 1 indique l'emplacement du traumatisme *(tr.)* (remarquer que, dans ce cas, le méristème plagiotrope s'est régénéré à partir de portions de sa zone périphérique).

végétatifs obtenus a été peu important mais ce résultat nous paraît tout de même probant car la fleur étant très vite initiée à l'aisselle de la première feuille, on a une marge d'intervention dans le temps excessivement limitée.

La même opération, pratiquée sur des ébauches de rameaux plagiotropes plus avancées dans leur développement (de 80 à 250 μ), ne détermine pas de modifications dans l'orientation du destin de leur première aisselle qui est toujours florale comme chez les témoins (30 cas sur 30).

Pour être complet, mentionnons aussi que, dans tous les cas où on a détruit la portion centrale du méristème apical sur de très jeunes

TABLEAU I. — TRAUMATISMES DU MÉRISTÈME APICAL DE JEUNES PRIMORDIUMS OU ÉBAUCHES DE RAMEAUX PLAGIOTROPES SUR DES INDIVIDUS DE *P. Amarus* [Raviart], PEU AVANCÉS DANS LEUR DÉVELOPPEMENT (ayant de 3 à 5 rameaux plagiotropes étalés).

| | | AISSELLE f 1 AVEC FLEUR | AISSELLE f 1 VIDE | AISSELLE f 1 AVEC BOURGEON VÉGÉTATIF |
|---|---|---|---|---|
| 1° *Destruction du méristème apical du 8e rameau plagiotrope pris au stade de 60 à 90 μ.* | | | | |
| Apex détruits ..... | 5 | 3 | 2 | 0 |
| Apex régénérés .... | 9 | 6 | 3 | 0 |
| *Total* ..... | 14 | 9 cas/14 | 5 cas/14 | 0 |
| 2° *Destruction du méristème apical du 10e rameau plagiotrope mesurant moins de 80 μ.* | | | | |
| Apex détruits ..... | 4 | 4 | 0 | 0 |
| Apex régénérés .... | 8 | 5 | 2 | 1 |
| *Total* ..... | 12 | 9 cas/12 | 2 cas/12 | 1 cas/12 |
| 3° *Destruction du méristème apical du 11e rameau plagiotrope mesurant moins de 160 μ.* | | | | |
| Apex détruits ..... | 13 | 10 | 3 | 0 |
| Apex régénérés .... | 21 | 16 | 2 | 3 |
| *Total* ..... | 34 | 26 cas/34 | 5 cas/34 | 3 cas/34 |

rameaux plagiotropes mesurant moins de 50 μ, le méristème s'est régénéré à partir de sa zone périphérique laissée intacte. Quand l'ébauche était plus avancée dans son développement, on détruisait plus facilement une portion importante du méristème apical qui, alors, ne régénérait pas toujours. Dans tous les cas, nous avons pris soin de vérifier que la première feuille était bien le produit du fonctionnement du méristème primitif avant le traumatisme.

Des résultats que nous venons d'exposer, découle évidemment le fait que le méristème apical plagiotrope joue, sur les aisselles foliaires auxquelles il a donné naissance, un rôle d'orienteur. En effet, en son absence, on peut avoir une aisselle vide ou un bourgeon végétatif, là, où, en sa présence, on a une fleur. Ainsi, non seulement le méristème de l'axe plagiotrope préside à la mise en place des feuilles et de leur méristème axillaire, mais encore, il induit ce dernier dans le sens floral. Il a donc, comme le méristème orthotrope, un rôle organisateur, mais celui-ci ne se manifeste pas dans le même système de différenciation.

Comme pour le méristème de l'axe orthotrope, on peut mettre en évidence une évolution dans le fonctionnement du méristème de l'axe plagiotrope. La première remarque à faire consiste à constater que les premiers rameaux plagiotropes formés ne produisent pas de fleurs à l'aisselle de certaines de leurs feuilles, voire de toutes. Cela peut

correspondre au fait que le méristème n'a pas acquis encore son rôle organisateur floral. On peut, expérimentalement, comme l'a réalisé Roux (1968), faire développer les méristèmes axillaires de ces feuilles n'abritant pas de fleur à leur aisselle. Ainsi, en opérant sur le premier rameau plagiotrope de *P. amarus*, isolé des influences provenant du sommet de la plante, cet auteur a observé une succession constante de réponses axillaires, bien localisées, en liaison avec leur nature : cals, axes orthotropes, ramifications plagiotropes. Il a obtenu, en outre, l'apparition d'inflorescences axillaires à partir de la zone de croissance proche du niveau normalement atteint sur la plante entière. Notons qu'entre les diverses productions axillaires que nous venons de signaler, existe toute une série de structures intermédiaires, en particulier entre axe orthotrope et plagiotrope et entre plagiotrope et fleur. Il faut noter aussi que les différents types de fleurs ou d'inflorescences ne sont pas distribués au hasard mais se développent suivant la position des feuilles sur les divers axes plagiotropes.

Ces résultats et constatations montrent que les diverses portions d'un rameau plagiotrope ne sont pas dans le même état de différenciation puisqu'en levant expérimentalement des corrélations d'inhibition qui s'exercent sur leurs aisselles, on peut faire exprimer, aux méristèmes qui y sont abrités, des potentialités très diverses.

Connaissant le rôle organisateur dans le sens floral, exercé par le méristème terminal plagiotrope, on peut déduire, de l'expérimentation qui précède, que les effets de sa modification se traduisent par le gradient dans les stades de différenciation des aisselles foliaires que nous venons de mentionner.

Cette évolution peut présenter des à-coups. L'examen de la structure observée chez *P. amarus* [Raviart] peut servir d'argument à cette appréciation. Certains de ses rameaux plagiotropes présentent, en effet, une fleur à l'aisselle de la première feuille, puis ne produisent à nouveau des fleurs axillaires qu'après avoir édifié un certain nombre de feuilles aux aisselles vides. Nous envisagerons, plus, loin, le rôle des corrélations internes dans l'évolution régulière du méristème terminal plagiotrope ou dans l'édification d'un type d'organisation tel que celui existant chez *P. amarus* [Raviart].

Retenons simplement, dès maintenant, la mise en évidence du rôle organisateur du méristème terminal plagiotrope orientant vers la production de fleurs les méristèmes axillaires qu'il a contribué à former et notons la variation de ce rôle en fonction du rang du rameau plagiotrope considéré et aussi en liaison avec le stade de développement de ces rameaux.

### *3° Taille et rôle organisateur des méristèmes.*

On sait que des états de différenciation déterminés, nécessitent, pour se maintenir au niveau de certains groupes cellulaires, que ces derniers comportent un certain nombre de cellules.

Ainsi, lorsqu'on cultive les champignons sur milieu synthétique, à partir de « semences » prélevées dans la nature, on obtient un thalle mycélien, caractéristique de l'espèce. Au bout d'un certain temps de culture, on peut, chez certains de ces organismes, voir apparaître d'une manière aléatoire une modification qui se traduit par des secteurs de structure différente du thalle initial. Si on repique, sur milieu neuf, un fragment du secteur modifié, on obtient un thalle morphologiquement différent du thalle initial. On peut démontrer que la forme initiale et la forme modifiée correspondent à deux modes de fonctionnement du matériel héréditaire du champignon. Des exemples divers de ce type ont été mis en évidence par Subak Sharpe (1956, 1968) et cette situation a été spécialement analysée par Chevaugeon et ses élèves (1968). Elle a aussi fait l'objet d'investigations de la part de Nozeran et Chevalier (1965) et de Chevalier (1967).

Or, il est possible de montrer, par exemple chez *Pestalozzia annulata* B. et C. (Chevaugeon, 1968), que la forme modifiée du thalle, correspondant à une différenciation du mycélium, ne peut être transmise si on repique seulement un petit fragment de l'hyphe mycélienne. Si la bouture a une taille plus conséquente, elle transmet la modification.

Par contre, dans certains cas, la différenciation est transmissible par une seule cellule. C'est le cas, par exemple, de l'*Ustilago cynodontis* (Pass.) P. Henn. chez lequel une modification présentant des caractères de celle observée chez *Pestalozzia* par Chevaugeon (1968), est si bien inscrite au niveau cellulaire qu'une seule cellule transmet la différenciation (Chevalier, 1967).

Chez les végétaux supérieurs, il ne semble pas que de tels problèmes aient été jusqu'à maintenant clairement posés au niveau des méristèmes de tiges. Pourtant, des expérimentations ont été conduites sur ces derniers. Nous pensons, en particulier, à celles réalisées par Ball (1948, 1952) qui a obtenu des tiges normalement constituées à partir du 1/6 du méristème caulinaire de *Lupinus albus* L. Mais aucune observation n'a été faite, à notre connaissance, sur les modifications éventuelles du degré de différenciation entraînées par cette segmentation. Peut-être le matériel utilisé ne se prêtait-il pas à des investigations dans ce domaine.

Il n'en est pas de même pour les *Phyllanthus* qui, de par leur structure, permettent d'essayer de vérifier si les différenciations, dont nous avons étudié l'installation au niveau du méristème terminal orthotrope, nécessitent pour se conserver un effet de groupe ou bien s'il s'agit d'une propriété intimement fixée au niveau cellulaire.

Nous avons tenté d'apporter une réponse à cette question en utilisant *P. distichus,* en particulier, à cause des possibilités de régénération que nous avions déjà reconnues au méristème apical orthotrope de cette espèce. La manipulation a consisté à sectionner longitudinalement ce méristème sur des individus ayant 10 à 15 rameaux plagiotropes étalés, de manière à ne conserver que le 1/4, le 1/3, le 1/2 ou les

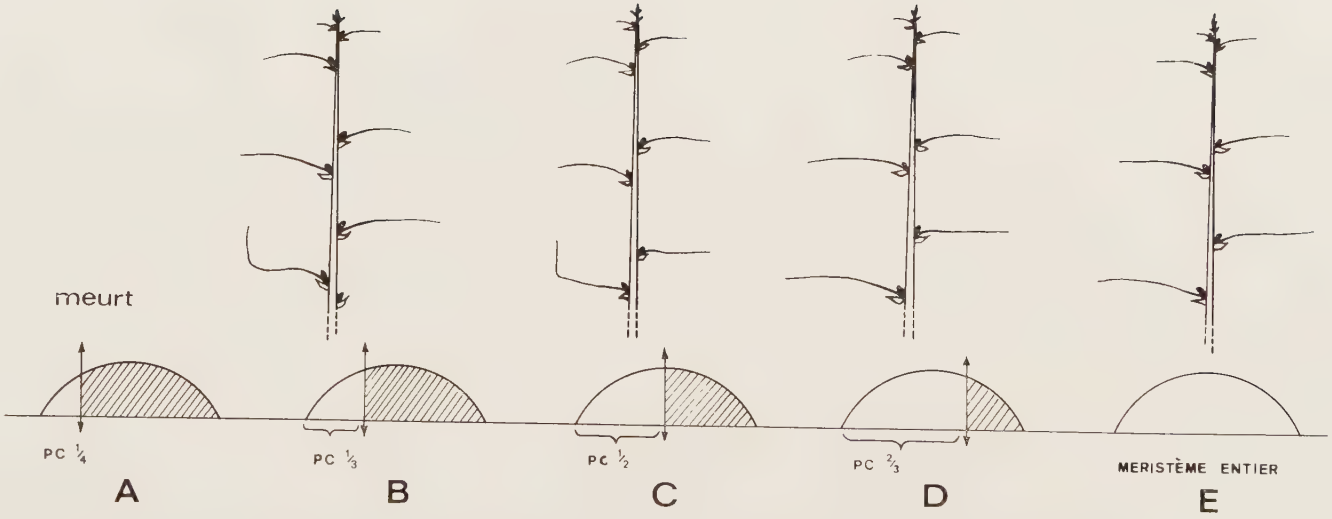



FIG. 12. — Représentation schématique des sections longitudinales du méristème apical orthotrope, pratiquées chez des individus de *P. distichus* arrivés à un stade de développement avancé, et des résultats obtenus après ces différentes sections.

*A, B, C, D* indiquent comment ont été réalisées les différentes sections (la partie hachurée correspond à la portion de méristème supprimée). *E*, méristème apical orthotrope témoin laissé intact.

Au-dessus de *B, C, D*, nous avons schématisé la portion basale de l'axe régénéré (en *A*, il n'y a pas eu de régénération) et, au-dessus de *E*, la portion correspondante donnée, pendant le même temps, par le méristème orthotrope témoin.

*p c*, partie du méristème apical conservée.

2/3 de celui-ci (fig. 12). Les résultats obtenus sont les suivants :

— Lorsqu'il reste les deux tiers du méristème, celui-ci continue son fonctionnement comme il l'aurait fait s'il avait été entier. Il est vrai que, dans ce cas, la partie la plus apicale du méristème est conservée, l'ablation ne concernant que le tiers tangentiel de l'apex (fig. 12 *D*).

— Lorsqu'il ne reste que le quart de ce méristème, il s'agit d'une portion tangentielle à l'apex, et elle ne régénère pas (fig. 12 *A*).

*A* *B*

Fig. 13. — Section en deux parties égales, dans deux sens différents et perpendiculaires, du méristème apical d'une jeune ébauche de rameau plagiotrope de rang 10, possédant déjà quelques feuilles initiées, sur des individus de *P. amarus* [Raviart].

*A*. Dans le sens vertical.

*B*. Dans le sens horizontal.

Après une partie commune, correspondant à la portion formée avant l'intervention, ce rameau se divise en deux branches plagiotropes égales : en *A*, situées l'une à côté de l'autre; en *B*, placées l'une derrière l'autre.

— Par contre, le demi ou le tiers du méristème élaborent un nouvel axe qui présente des caractères intéressants, le différenciant de celui qui aurait été édifié par le méristème dans son intégralité. En effet, les premiers rameaux plagiotropes réversent à l'orthotropie et, même, on peut noter, parfois, l'existence d'aisselles unigemmées dans la portion néo-initiée de l'axe régénéré (fig. 12 *B* et *C*). Celui-ci ne se comporte donc pas comme l'aurait fait l'axe issu du méristème intact

(fig. 12 *E*), mais, sous certains aspects, comme la jeune plante issue de graine.

La réduction de taille du méristème apical orthotrope n'est donc pas sans conséquence pour le fonctionnement de celui-ci puisqu'on peut obtenir, ainsi, des axes présentant des caractères semblables à ceux, notés chez la jeune plante issue de la graine. Ce résultat peut, en quelque sorte, être considéré, au moins pour certains traits, comme une dédifférenciation du méristème de l'axe orthotrope principal car on a déjà mentionné que cet axe subissait, au cours de son développement, une différenciation progressive. Au niveau du méristème orthotrope, on observe donc quelque chose de comparable à ce qui se produit lorsque sont ensemencés de petits fragments de la forme modifiée de *Pestalozzia annulata*.

Mais, peut-on, sur la base de cette indication, considérer que la taille du méristème est déterminante de sa différenciation. Certainement pas; en effet, bien que les dimensions du méristème plagiotrope soient inférieures à celles du méristème orthotrope, cela n'empêche pas pour autant ce méristème d'être affecté aussi de caractères de différenciation. Il y a plus : la section en deux parties du méristème plagiotrope, aussi bien dans le sens vertical qu'horizontal, détermine la formation de deux rameaux, qui, tous deux, ont conservé leurs propriétés plagiotropes (fig. 13). Une analyse plus poussée serait indispensable pour qu'on puisse tirer de nouveaux enseignements, en particulier en ce qui concerne la floraison comparée des plagiotropes issus de fragments de méristèmes et des plagiotropes normaux. Un résultat est néanmoins déjà acquis d'une manière sûre : pour un méristème orthotrope, arrivé à un stade de développement donné, la réduction de taille peut entraîner une certaine dédifférenciation.

### *4° Quelques enseignements que l'on peut tirer de l'étude du rôle organisateur des méristèmes.*

C'est Wardlaw qui, le premier, en 1949, a mis en évidence un rôle organisateur d'un méristème. Il s'agit de l'influence qu'exerce le méristème d'une Fougère *Dryopteris dilatata* A. Gray sur les méristèmes latéraux, édifiés grâce à son fonctionnement. Ceux-ci, sur le végétal non traumatisé, donnent naissance à une fronde. Si le territoire méristématique destiné à donner cette fronde est séparé assez tôt, par des incisions verticales, de l'influence du méristème terminal, il donne naissance à un bourgeon. Le méristème terminal de la tige de Fougère est donc indispensable pour orienter la production de frondes.

Cette belle découverte de Wardlaw a, depuis, été confirmée par Cutter (1956) sur le même matériel végétal, par Espagnac (1960) sur *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. et par Steeves (1961) sur une autre fougère *Osmunda cinnamomea* L.

D'autres auteurs ont cherché à mettre en évidence des faits du même ordre sur des plantes plus évoluées. Sussex (1951, 1955), sur *Solanum*

*tuberosum* L., obtient fréquemment des organes à croissance limitée comme la feuille, mais à symétrie radiale — donc présentant des caractères d'axes — en isolant, du méristème apical, le territoire où doit apparaître la prochaine feuille. Pellegrini (1961) enfin, sur *Phaseolus vulgaris* L., a pu réussir dans certains cas à empêcher, par ablation du méristème principal de l'axe, l'orientation vers la différenciation foliaire d'un initium et a obtenu son développement en bourgeon. Au niveau même de la feuille, Neville (1964) a montré, chez *Gleditsia triacanthos* L., qu'il pouvait exister des phénomènes du même ordre.

Ainsi, la mise en évidence, chez des *Phyllantus,* d'un rôle organisateur du méristème orthotrope orientant vers la plagiotropie, s'inscrit-elle dans la suite logique des découvertes des chercheurs qui nous ont précédée, encore qu'elle se place à un autre niveau de différenciation.

Ce qui nous paraît un apport original de nos recherches c'est, en premier lieu, la découverte sur une même plante de deux types de méristèmes organisateurs : la mise en place et l'orientation de l'un, le plagiotrope, dépendant de l'autre, l'orthotrope. Le fait que le méristème plagiotrope joue un rôle déterminant dans l'évolution dans le sens floral d'aisselles foliaires qu'il a formées, nous paraît aussi être signalé pour la première fois, de même que l'évolution progressive des divers types de méristèmes, testée par la nature des productions auxquelles ils ont donné naissance. Ces évolutions sur la plante intacte se traduisent par des gradients qu'une étude morphologique permet de mettre en évidence, ou bien qui peuvent être démasqués par la rupture expérimentale de corrélations d'inhibition.

Une autre indication originale concerne la détermination des points d'impact de l'action « plagiotropisante » du méristème terminal orthotrope. Opérant sur des *Phyllanthus* présentant la possibilité de régénérer des axes à partir de fragments réduits de ce méristème, nous avons pu montrer que des portions méristématiques inorganisées de la région périphérique du méristème, recevaient des informations de la portion centrale de ce méristème de la même façon que le territoire morphogénétique destiné à donner un bourgeon latéral.

Le dernier fait saillant nous semble fourni par les modifications obtenues en diminuant expérimentalement la taille de la portion du méristème terminal qui a le rôle organisateur. Nous avons pu montrer qu'une réduction expérimentale de la taille du méristème orthotrope amène certains caractères de dédifférenciation au niveau de celui-ci. Il ne faudrait pas en conclure que, pour un individu déterminé, la différenciation de ses méristèmes est fonction de leur taille. En effet, chez les *Phyllantus,* le méristème plagiotrope est bien plus petit que le méristème orthotrope et, pourtant, il est pourvu de caractères différenciés tout comme le méristème orthotrope.

Ces recherches ont été grandement facilitées par les qualités du matériel végétal que nous rappelons brièvement :

— d'une part, il existe une grande homogénéité à l'intérieur des

divers taxons de *Phyllanthus* que nous avons étudiés, celle-ci supposant, bien entendu, une culture dans les mêmes conditions écologiques;
— d'autre part, la construction morphologique de ces végétaux répond à un schéma d'organisation très rigoureusement marqué par des séquences de structures présentant des caractères différentiels nets.

Nous verrons, par la suite, qu'il est possible, grâce à ces propriétés, de pousser plus loin l'analyse du déterminisme de la morphogenèse des *Phyllanthus* à rameaux dimorphes, en étudiant l'action que les feuilles peuvent avoir sur cette morphogenèse.

### *B. — Essai d'interprétation des premiers stades du développement, après la germination, des* Phyllanthus *à rameaux dimorphes.*

On a déjà décrit la structure des premières étapes du développement de l'axe orthotrope, issu de la germination de la graine, et passé en revue les variations de cette structure selon les espèces. Malgré ces variations, on peut relever, à la base de cet axe et pour l'ensemble de ces végétaux, les caractéristiques communes suivantes : un port dressé, une phyllotaxie spiralée d'indice 2/5, des feuilles chlorophylliennes et un seul bourgeon de nature orthotrope. Or, si le port dressé et la phyllotaxie au 2/5 appartiennent en propre à l'axe orthotrope, les feuilles à limbe chlorophyllien sont une propriété du rameau plagiotrope. Quant aux aisselles unigemmées, on les retrouve à la base de l'axe orthotrope comme sur le rameau plagiotrope dans sa morphogenèse « normale ». Mais, tandis que le bourgeon est toujours de nature orthotrope dans le premier cas, il est reproducteur dans le deuxième cas.

La structure végétative de l'axe orthotrope principal, présente donc, au cours des premiers stades suivant la germination de la graine, certains caractères du rameau plagiotrope qui disparaissent ensuite lorsque cet axe est plus avancé dans son développement.

Mais, sans négliger son importance, ce fait n'est sans doute pas le plus curieux à relever. Nous avons, en effet, pu mettre en évidence, dans des cas favorables, une perte progressive de capacités de floraison lors des premières étapes du développement du jeune individu.

#### *1° Mise en évidence d'un gradient de « défloraison » sur de jeunes individus de deux* Phyllanthus.

Chez *P. odontadenius* 56, nous avons déjà signalé la particularité de fleurir à leur extrémité que peuvent présenter les sept premiers rameaux plagiotropes formés par la plante (cf. p. 140). Ce phénomène est consécutif à la suppression de corrélations d'inhibition qui s'exercent sur ces rameaux. Il intervient après une croissance de l'axe

plagiotrope, le plus souvent supérieure à celle que ce rameau aurait eu sur la plante intacte.

Comparons donc le comportement des sept premiers rameaux plagiotropes produits par la plante, d'une part, sur le végétal intact, d'autre part, après suppression des portions sus-jacentes au rameau considéré.

Sur la plante entière, la croissance de ces axes est limitée, le plus souvent par la mort du méristème apical, au terme d'une croissance fournissant un nombre de feuilles d'autant plus grand que le rang du rameau est plus élevé (par exemple, dans les conditions où nous avons opéré, le nombre moyen de feuilles initiées en fin de développement est de 6,5 pour le rameau plagiotrope de rang 1 et de 23 pour le rameau plagiotrope de rang 7).

Quant aux rameaux des plantes traumatisées, ils peuvent être répartis en deux catégories suivant leur mode de comportement. La fréquence relative des cas observés, dans chacune de ces deux catégories, est mentionnée sur le tableau II :

Tableau II. — Répartition numérique globale des divers types de comportements apicaux observés suivant le rang du rameau étudié

| Rang du rameau plagiotrope sur l'axe orthotrope principal | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Nombre de rameaux dont l'apex se termine par une fleur de construction à peu près normale (catégorie 1). | 22 | 18 | 16 | 12 | 11 | 8 | 6 |
| Nombre de rameaux présentant un autre type de comportement que celui indiqué ci-dessus (catégorie 2). | 5 | 10 | 11 | 17 | 17 | 20 | 22 |
| Nombre total des individus mis en expérience. | 27 | 28 | 27 | 29 | 28 | 28 | 28 |

Dans la première, nous classons ceux qui ont une croissance limitée par formation d'une fleur terminale. On peut voir, en se reportant à la figure 7, que cet arrêt se produit après une croissance juste un peu plus importante que celle des rameaux plagiotropes témoins correspondants, si on considère les rameaux des deux premiers rangs, tandis qu'il intervient, sur les autres axes considérés, en moyenne plus tard que sur les rameaux plagiotropes témoins, la différence augmentant avec le rang du rameau. La fleur terminale est le plus souvent femelle, parfois mâle ou hermaphrodite. L'examen du tableau II apporte un fait encore plus intéressant à savoir que la fréquence des réac-

tions de ce type décroît progressivement avec le rang du rameau étudié.

A l'inverse, dans la deuxième catégorie où nous avons regroupé les rameaux présentant tous les autres types de comportements obtenus, leur nombre augmente avec le rang. Cette augmentation s'accompagne, en particulier, de la propension de la majorité de ces rameaux à avoir une croissance de plus en plus prolongée par rapport à ceux de même rang terminés par une fleur.

Cette deuxième catégorie comprend en effet :

– Des rameaux à croissance indéfinie, dans les limites de l'expérience, et qui continuent leur développement sans présenter de perturbation visible. Ils sont toujours peu nombreux sur chaque rang étudié.

– Des rameaux dont la croissance est limitée par mortification de l'apex, cela se produisant, le plus souvent, pour un nombre de feuilles supérieur à celui des rameaux plagiotropes correspondants sur plante intacte.

– Enfin, des rameaux, les plus nombreux, présentant des structures intermédiaires entre la croissance « illimitée » et l'arrêt définitif de celle-ci, en particulier des termes de transition entre la construction plagiotrope végétative et la structure florale, par exemple, ceux portant, à un certain niveau, des feuilles ressemblant à des pièces florales plus ou moins groupées, puis, formant à nouveau des feuilles normales.

A notre avis, la constatation la plus importante, apportée par cette expérience, réside dans la diminution de la propension à fleurir à leur extrémité de ces rameaux plagiotropes à mesure que leur niveau est plus élevé.

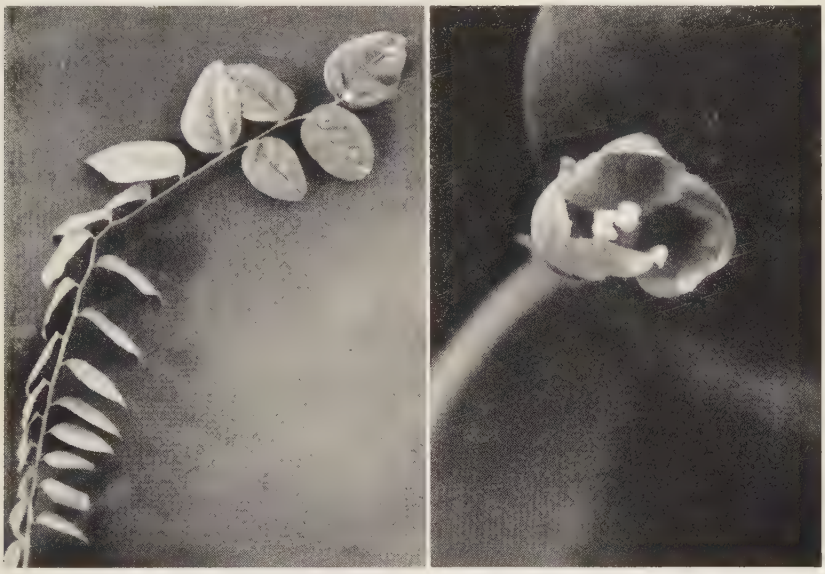
On pourrait penser que ces différences de comportement sont peut-être dues aussi à ce que, au moment du départ de l'expérimentation, ces rameaux ont été pris au même stade phénologique de développement et non au même stade ontogénique (le nombre de feuilles initiées était alors en moyenne de 5 sur le premier rameau plagiotrope et de 12,30 sur le septième). De ce fait, ils pourraient avoir subi des influences, plus ou moins importantes, venues d'autres parties de la plante qui pourraient expliquer totalement ou en partie cette diminution de la floraison.

Les premières investigations faites dans ce domaine tendent à montrer que le stade ontogénique de développement, choisi au départ de l'expérimentation, n'a pas une importance déterminante dans ce résultat.

Un phénomène comparable de floraison terminale des ramifications plagiotropes peut être mis en évidence, chez *P. distichus*, par une expérimentation analogue. Le comportement des rameaux plagiotropes de cette espèce, soustraits aux corrélations d'inhibition, se distingue de ceux de *P. odontadenius*, traités de la même façon, en ce sens qu'ils ne présentent jamais de croissance « illimitée ». Une autre différence

réside dans le sexe des fleurs terminales obtenues qui sont fréquemment mâles ou présentent, au niveau des pièces sexuées, des structures abortives.

Toujours est-il que, chez cette espèce, la section de l'axe principal au-dessus du premier rameau plagiotrope, alors qu'il mesurait 5 mm environ, détermine la floraison terminale de celui-ci (fig. 14) dans 50 % des cas (sur 50 rameaux plagiotropes de ce rang mis en expérience, 26, en effet, ont présenté une fleur à leur extrémité). Par contre, si on pratique cette section au-dessus d'un axe plagiotrope de rang



*A* *B*

Fig. 14. — *A*. Chez *P. distichus*, obtention d'une fleur terminale sur le rameau plagiotrope de rang 1 bouturé.

*B*. Fleur terminale en gros plan. On distingue très bien 4 sépales, 4 étamines, et on devine, au fond, les glandes nectarifères.

élevé (au-delà du 30°), on n'obtient que 11,76 % de floraison terminale (sur 51 rameaux plagiotropes, nous n'avons observé alors que 6 rameaux se terminant de cette façon).

Il convient de souligner combien est curieuse l'obtention de cette floraison chez de très jeunes plantes de cette espèce. En effet, sur le végétal intact, dans son habitat normal, celle-ci n'intervient que lorsqu'il a atteint l'état d'arbre; en serre, nous ne l'avons jamais observée sur des pieds non traumatisés mesurant, pourtant, plus de deux mètres de hauteur.

Ainsi, chez deux espèces de *Phyllanthus,* avons-nous mis en évidence des possibilités de faire exprimer le phénomène floral par des apex de rameaux plagiotropes et, cela, avec d'autant plus de facilité

que ces rameaux sont de rang moins élevé. Autrement dit, on peut parler, nous semble-t-il, de l'existence d'un gradient de « défloraison ».

### *2° Existence d'un effet maternel fugace sur les jeunes individus de* Phyllanthus *à rameaux dimorphes.*

On doit souligner aussi que cette particularité de fleurir à l'extrémité, provoquée expérimentalement sur les premiers rameaux plagiotropes émis par l'axe principal de certaines espèces, constitue un nouveau trait de ressemblance entre la base de cet axe orthotrope et le rameau plagiotrope.

Ce rapprochement est encore accentué si on confronte à la structure du jeune axe orthotrope, non plus seulement la morphogenèse « normale » du rameau plagiotrope, mais celle qu'on sait lui faire exprimer à partir des aisselles vides qu'il peut présenter à sa base. Nous l'avons déjà signalé, Roux (1968) a analysé ces structures, notamment sur le premier rameau plagiotrope, et montré qu'elles sont distribuées, depuis la partie la plus proximale de ce rameau, suivant un ordre constant : cals, axes orthotropes, axes intermédiaires orthotropes-plagiotropes, axes plagiotropes et enfin, précédant la fleur, termes de transition entre plagiotropes et fleurs comprenant, en particulier, des rameaux terminés par une fleur. En définitive, on peut donc observer, sur ces rameaux, une séquence qui présente des traits communs avec celle qui existe, ou qu'on peut faire exprimer, à la base de l'axe orthotrope. Nous y reviendrons plus loin.

Ainsi, la jeune plante issue de la graine, fonctionne dans un système qui présente de nombreux caractères plagiotropes. Au cours du développement, ces caractères disparaissent, les uns progressivement (capacités de floraison), d'autres plus brusquement (feuilles assimilatrices et aisselles unigemmées).

Il s'agit maintenant de tenter d'interpréter ces faits en fonction des conclusions auxquelles l'étude expérimentale des *Phyllanthus* nous a déjà conduite. Nous devons, en particulier, tenir compte de la mise en évidence d'un rôle organisateur des méristèmes et de l'évolution de ceux-ci. Dans le cadre de ces acquisitions antérieures, on doit conclure que le méristème de l'axe orthotrope, pendant une partie de son fonctionnement à partir de la germination de la graine, possède des propriétés que nous avons reconnues être celles, normales, du méristème plagiotrope. Mais il a aussi, comme nous l'avons déjà signalé, des propriétés qui caractérisent l'axe orthotrope. C'est ce qui explique que la résultante de ces deux actions conjuguées soit une gamme de structures intermédiaires. La direction globale de son évolution est qu'il devient de plus en plus orthotrope et, corrélativement, perd ses caractéristiques plagiotropes.

Deux expériences déjà mentionnées dans notre travail vont nous permettre d'alimenter la discussion à ce propos.

Il s'agit de régénérations d'axes que nous avons pu obtenir soit à partir de portions apicales du méristème terminal de l'axe orthotrope de *P. distichus* (cf. p. 155 à 158), soit à partir de portions latérales de ce méristème, chez *P. capillaris* (cf. p. 147 et 148).

Dans le premier cas, c'est-à-dire lorsqu'on fait régénérer de nouveaux axes à partir de portions apicales d'un méristème orthotrope fonctionnant typiquement dans ce système, on constate que les néoformations ont un méristème qui, au début de son fonctionnement, ne présente pas encore suffisamment de propriétés organisatrices pour orienter les méristèmes latéraux vers une plagiotropie typique. En effet, par exemple, les premiers rameaux plagiotropes secondaires formés, on l'a vu, réversent fréquemment à l'orthotropie après un temps de croissance plagiotrope.

Donc, l'axe obtenu à partir d'une portion de méristème apical orthotrope est un nouvel axe orthotrope mais présentant des caractéristiques de dédifférenciation. Par ailleurs, il est important de noter que le fait d'obtenir cette dédifférenciation n'implique pas l'acquisition de caractéristiques morphologiques plagiotropes que l'on observe sur la jeune plante. En effet, ces axes, en eux-mêmes, ne présentent *aucun* des traits qui caractérisent la différenciation plagiotrope : feuilles assimilatrices, phyllotaxie distique.

Voyons maintenant les résultats obtenus par régénération à partir de portions périphériques d'un méristème apical de *P. capillaris*, fonctionnant typiquement dans le système orthotrope. Dans ce cas, on obtient des axes qui montrent, dès la base, et, pendant un temps plus ou moins long, des caractères intermédiaires entre la construction orthotrope et plagiotrope. Sous beaucoup d'aspects, sauf que les structures produites sont plus diverses, on provoque la formation d'axes présentant des caractères comparables à ceux présents ou que l'on peut faire exprimer sur la jeune tige issue de la graine (fig. 15).

Les deux types de régénération aboutissent donc à des résultats différents. Ceci tient au fait que, dans le cas de régénération de fragments appartenant à la zone périphérique du méristème, les cellules utilisées pour la construction de l'axe néoformé ont reçu, de la part du méristème apical organisateur, un début d'impulsion vers la plagiotropie alors qu'il n'en est pas de même lorsque les régénérations ont lieu à partir de la portion centrale organisatrice de ce même méristème. Dans le premier cas, où l'induction reçue est insuffisante pour que les caractéristiques plagiotropes demeurent, nous nous serions donc expérimentalement placée dans des conditions qui présentent des points communs avec celles dans lesquelles s'est trouvé le jeune embryon de la graine. Ceci implique que celui-ci soit marqué, du fait d'effets maternels rémanents, par des inductions suffisantes pour qu'elles se traduisent normalement ou qu'on puisse les faire traduire dans la morphogenèse, mais insuffisantes pour que les différenciations transmises se maintiennent pendant la vie de la plante.

Il en résulte que l'interprétation la plus simple qu'on puisse donner

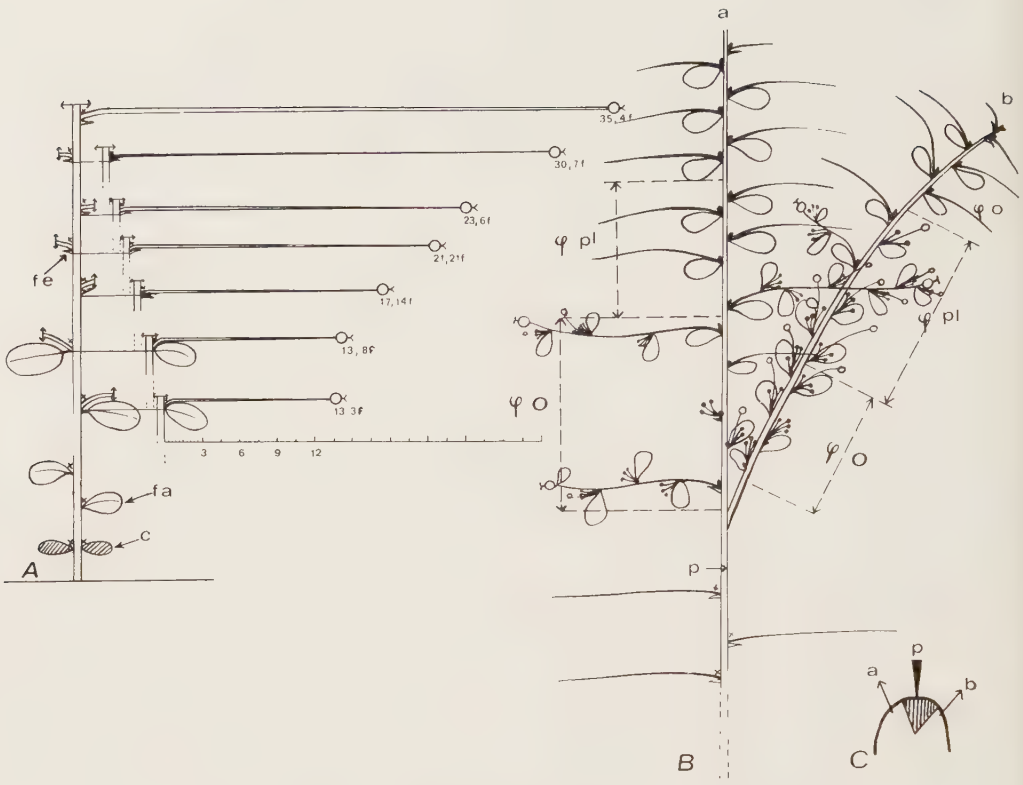



Fig. 15. — *A.* Représentation schématique de l'expérience réalisée sur de jeunes individus de *P. odontadenius* 56, qui a consisté à libérer, comme il a été indiqué, les 7 premiers rameaux plagiotropes de certaines corrélations d'inhibition. Pour chacun des rangs, nous n'avons représenté que le comportement des rameaux se terminant par une fleur et les chiffres indiquent le nombre moyen de feuilles formées avant cette fleur terminale.

*c*, cotylédons; *fa*, feuille assimilatrice; *fe*, feuille écailleuse; *x*, ébourgeonnage; ↘ section d'axe.

*B.* Représentation des deux tiges régénérées *(a)* et *(b)*, obtenues après traumatimes du méristème apical, sur un individu de *P. capillaris* ayant atteint un développement avancé (13 rameaux plagiotropes étalés).

*p*, emplacement du traumatisme; φ *o*, phyllotaxie orthotrope; φ *pl*, phyllotaxie plagiotrope.

*C.* Schéma montrant approximativement la zone du méristème apical détruite par le traumatisme *(p)* et les portions périphériques de ce méristème ayant donné naissance aux tiges régénérées *(a)* et *(b)*. La tige *(a)* provenant d'une portion méristématique moins périphérique que la tige *(b)* présente plus de caractéristiques orthotropes.

On peut voir que la structure morphologique de la portion proximale de la tige régénérée *(a)* présente de nombreux points communs avec celle existant normalement ou que l'on peut faire exprimer à la base de l'axe orthotrope principal de jeunes individus de *P. odontadenius*.

aux premiers stades après la germination de la graine chez les *Phyllanthus* à rameaux dimorphes, consiste à les considérer comme représentant un état d'équilibre instable entre deux « orientations » de

différenciation. L'instabilité résulte du fait que l'impulsion dans l'une des deux directions est comparativement moins importante.

Peut-être est-il intéressant de rappeler qu'une situation, sous certains aspects comparable, existe, chez les *Phyllanthus* herbacés à rameaux dimorphes, dans la région proximale des premiers rameaux plagiotropes formés. L'orientation dans le sens plagiotrope est le fait du méristème orthotrope n'ayant pas encore atteint son stade de différenciation définitif. Il en résulte que les rameaux plagiotropes édifiés présentent, comme nous l'avons vu, à leur base, des réactions axillaires d'autant plus proches de la structure orthotrope qu'elles sont le fait d'aisselles situées plus bas sur ce rameau. Dans ce dernier cas, on observe une évolution de plus en plus plagiotrope éliminant rapidement les caractères orthotropes. L'équilibre se rompt, comme dans la situation précédemment envisagée, mais, cette fois-ci, au profit de la direction de différenciation plagiotrope.

Revenons maintenant à l'axe orthotrope du jeune végétal issu de graine. Des faits comparables à ceux que nous venons de décrire chez les *Phyllanthus* à rameaux dimorphes, mais plus accentués, peuvent être enregistrés chez d'autres plantes. Un des cas les plus spectaculaires, sous ce rapport, est, sans doute, celui analysé par Roelof A. A. Oldeman (1968) sur *Mabea piriri* Aubl. Chez cette Euphorbiacée, en effet, la jeune plante provenant de la graine présente toutes les caractéristiques (floraison mise à part) d'un rameau plagiotrope (fig. 16). Ce n'est qu'après un certain temps de croissance qu'un méristème latéral se met à fonctionner et, alors, durablement dans le système orthotrope.

On peut, peut-être, rapprocher des faits que nous avons précédemment décrits concernant le phénomène floral, ce qui a été observé chez les *Citrus*. Ainsi, J. R. Furr, W. C. Cooper, et P. C. Reece (1947) ont signalé que des jeunes plants de *Citrus* et, en particulier, de *Citrus paradisi* Macf. fleurissent souvent une première fois l'année même de leur germination. Ces plantes portent, alors, à l'extrémité de leur axe principal, une fleur fréquemment de structure anormale et rarement fructifère. Elles retournent ensuite à l'état végétatif et ne fleuriront à nouveau et de façon continue qu'au bout de 7 à 8 ans. N'a-t-on pas là quelque chose de superposable à ce que nous avons déjà indiqué chez *P. distichus* ?

Il n'est pas invraisemblable que de tels phénomènes ne soient pas le seul apanage des plantes à reproduction apomictique. Qu'on se rappelle le cas évoqué par Jost (1907) de ce chêne pouvant fleurir au cours de sa première année, alors que la floraison normale n'intervient qu'après 60 à 80 ans. Peut-être aussi, sous cet angle, pourrait-on envisager l'explication de cas naturels ou provoqués de néoténie ? Ceux, bien étudiés par Chouard (1951), en particulier, mériteraient sans doute d'être réexaminés en fonction de cette optique. Le phénomène de lactation temporaire chez de jeunes mammifères après leur naissance, n'est-il pas un cas parallèle existant chez les animaux ?

Nous n'envisagerons pas ici, bien entendu, tous les cas concernant les influences maternelles transmises par les semences, en particulier, celles à effet permanent durant toute la vie de l'individu, comme, par

Fig. 16. — *Mabea piriri* Aubl. (Euphorbiacée).

*A*. Représentation mi-schématique d'un jeune individu issu de graine entièrement plagiotrope. Les cotylédons *(c)* et les deux premières feuilles sont indiquées en pointillé car ils sont tombés au stade où est représenté ce végétal.

*B*. Jeune branche plagiotrope d'un individu adulte.
Remarquer la similitude de comportement entre la structure morphologique d'une branche plagiotrope de la plante adulte et les premiers stades de l'axe principal de la plante issue de graine.

exemple, l'acquisition de la stérilité mâle chez les végétaux. Nous n'en pensons pas moins que les cas que nous avons décrits, peuvent sans doute être considérés comme faisant partie du même groupe de phénomènes.

### *3° Les possibilités de modifier le déroulement de ces phénomènes.*

Etudions maintenant les possibilités d'influencer la succession des événements dans la jeune plante des *Phyllanthus* à rameaux dimorphes. Puisque nous avons été conduits à parler d'équilibre, il doit être possible de modifier le sens de son déroulement.

La culture, dans certaines conditions écologiques, constitue peut-être un moyen de faire en sorte que l'orientation des phénomènes se fasse dans une autre direction de différenciation que celle survenant au cours de la morphogenèse « normale ». On est d'autant plus tenté de le penser que les variations des conditions de culture peuvent entraîner, nous l'avons vu, des modifications importantes de la morphogenèse. C'est sans doute la signification de ce que Roux (1968) a obtenu en cultivant, sous des conditions particulières de lumière, de jeunes individus d'une Rhamnacée, elle aussi, à rameaux dimorphes, ortho-

tropes et plagiotropes, *Paliurus australis* Gaertn. En opérant ainsi, il a réussi à obtenir des plantes dont le fonctionnement de l'axe issu de la graine passait assez rapidement à un fonctionnement du type plagiotrope, alors que, dans la morphogenèse « normale », il évolue vers la production d'un axe orthotrope, à croissance « indéfinie » dans ce dernier système. Ce résultat nous laisse penser aussi, que des transformations de l'axe orthotrope de *P. amarus* (population de Bouaké) en axe plagiotrope, que nous avons observées, sous certaines conditions de climat (jours courts, intensité lumineuse faible) et seulement sous ces conditions, relèvent du même déterminisme.

Peut-être, également, peut-on fournir une interprétation comparable aux résultats obtenus par Huglin (1964, 1965) qui réussit à faire fleurir des individus de *Vitis* quelques mois seulement après la levée de la graine, en les soumettant à des conditions écologiques adéquates ?

Mais quelle que soit l'importance de l'action des facteurs externes, on ne doit pas sous-estimer le fait évident qu'ils interviennent en modifiant des facteurs internes. Aussi, l'étude approfondie des corrélations entre les divers organes de la plante, aux divers stades de leur ontogénie, constitue-t-elle un moyen de comprendre et d'orienter l'évolution du végétal.

Déjà, la levée de certaines corrélations d'inhibition nous a permis de faire exprimer les potentialités de floraison que possèdent les méristèmes terminaux des premiers rameaux plagiotropes formés par le jeune individu de *P. odontadenius* et de *P. distichus*.

D'autres corrélations internes existent certainement qui orientent la plante vers sa morphogenèse « normale » et qui, en particulier, aboutissent à la défloraison progressive que nous avons mise en évidence. Leur connaissance devrait permettre de mettre en œuvre des possibilités d'action sur l'orientation des phénomènes sans que soit nécessaire l'intervention de variations du milieu extérieur.

Nous avons commencé l'exploration de cette voie de recherche. Les résultats des expériences que nous avons menées vont constituer la suite de cet exposé.

Nous recouperons ici les travaux de Chouard, qui est sans doute l'auteur ayant réalisé le plus de recherches originales sur la floraison et qui a, chez certaines espèces — nous aurons l'occasion d'en reparler plus loin — orienté le processus floral par divers types d'ablations de feuilles. Quant à l'interprétation qu'il donne du fait floral, elle ne nous semble pas recouvrir exactement la réalité de l'action maternelle fugace que nous avons mise en évidence. Nous reviendrons sur ce point au cours des discussions qui suivront.

### *C. — Interinfluences diverses faisant évoluer les caractéristiques des méristèmes.*

Au début de ce travail, nous avons commencé par mettre en évidence le rôle organisateur spécifique de chacun des deux méristèmes végétatifs fondamentaux des *Phyllanthus*.

Mais, nous avons vu que pour exercer pleinement ce rôle, chacun des deux méristèmes doit fonctionner dans un système bien déterminé qui lui est propre. Or, il n'en est pas toujours ainsi, chacun d'eux n'acquerrant toutes ses potentialités qu'après un certain temps de fonctionnement. Nous avons montré, en particulier, que l'axe orthotrope, dans les premières étapes de son développement présente à la fois certains caractères orthotropes et des caractères plagiotropes, parmi lesquels des potentialités de floraison. Nous avons analysé l'évolution subie par ce méristème, pour passer de cet état intermédiaire du début de son développement à l'état franchement orthotrope, et les répercussions de cette évolution sur les axes plagiotropes au moment de leur formation.

Nous allons maintenant étudier un certain nombre des interinfluences diverses qui s'exercent, dans les conditions normales, entre les différentes parties du végétal, interinfluences qui pourraient se traduire au niveau des méristèmes et avoir des responsabilités dans l'évolution, déjà mentionnée, de leurs caractéristiques. Pour mettre à l'épreuve cette possibilité, nous avons procédé à des ablations d'organes ou de groupes d'organes afin d'apprécier le rôle de ces derniers dans la morphogenèse normale.

#### *1° Rôle des feuilles assimilatrices (y compris cotylédons) de la base de l'axe orthotrope principal.*

Nous avons déjà signalé l'existence de feuilles assimilatrices à la base de l'axe principal de la jeune plante à sa sortie de la graine. Pour essayer de préciser le rôle qu'elles peuvent jouer dans l'évolution de la morphogenèse, nous exposerons, tout d'abord, les résultats obtenus sur une espèce, *Phyllanthus debilis*, pourvue, au-dessus des cotylédons, d'un nombre relativement élevé (9 à 12) de ces feuilles à limbe bien développé, puis nous aborderons l'examen de l'espèce *P. amarus* qui en présente un nombre plus restreint (4).

*a) Le cas de* **P. debilis.** — L'expérimentation a consisté à enlever régulièrement sur l'axe orthotrope principal de jeunes individus de cette espèce, pris dès les premières étapes après la germination, soit, dans un premier lot, les jeunes feuilles à l'exception des cotylédons (longueur moyenne variant de 0,4 à 0,9 mm) ainsi que les ébauches

latérales plagiotropes et orthotropes qu'elles abritent, soit, dans un deuxième lot, les productions axillaires seules, soit, enfin, dans un dernier lot, uniquement les bourgeons orthotropes secondaires.

Les individus du premier lot ont continué à produire des feuilles assimilatrices pendant toute la durée de l'expérience (60 jours et 33 feuilles enlevées en moyenne) à l'exception de quelques uns qui, vers la fin des ablations, ont présenté une feuille écailleuse suivie, à nouveau, de feuilles assimilatrices. L'apparition du premier rameau plagiotrope a été aussi très retardée et s'est échelonnée de la 11$^{e}$ à la 30$^{e}$ feuille (dans un cas même, les axillums sont encore unigemmés au moment de l'arrêt des effeuillages) alors que, dans les conditions normales, elle se situe de la 8$^{e}$ à la 11$^{e}$ feuille au-dessus des cotylédons, c'est-à-dire à l'aisselle de l'avant-dernière feuille chlorophyllienne formée. En outre, une fois apparus, ces rameaux n'ont pas été présents à tous les niveaux et on a observé une alternance d'aisselles unigemmées et d'aisselles bigemmées, ce dernier type devenant tout de même de plus en plus fréquent à mesure que le nombre de feuilles enlevées augmente.

Pour montrer que les résultats que nous venons de mentionner sont bien dus à la suppression des feuilles, indiquons que, dans le 2$^{e}$ et le 3$^{e}$ lot (fig. 17 *B* et *C*), le comportement des individus, au point de vue de la structure de l'axe orthotrope, durant les premières étapes de son développement, a été identique à celui de plantes gardées intactes. Il faut noter, cependant, que dans le 2$^{e}$ lot, après ablation d'un certain nombre de rameaux plagiotropes, on a pu noter, sur l'axe principal de la moitié des individus environ, la réapparition de 1 à 4 feuilles assimilatrices (fig. 17 *B*). Nous reviendrons sur ce phénomène lorsque nous étudierons le rôle joué par les rameaux plagiotropes.

Donc, par la suppression de feuilles assimilatrices sur l'axe principal, aux stades indiqués, le système dans lequel fonctionne le méristème apical orthotrope, au cours des premières étapes du développement, est prolongé, c'est-à-dire que l'évolution qui se produit normalement sur cet axe, à ses débuts, est retardée. Par conséquent, on peut en déduire que, dans les conditions normales, ces feuilles assimilatrices interviennent directement sur le méristème de l'axe orthotrope et contribuent fortement au changement de son fonctionnement.

On pourrait cependant attribuer, dans cette expérience, la prolongation des premières étapes du développement que nous avons observée, non à l'ablation des feuilles, mais à la carence de vigueur des individus (entre-nœuds courts, tiges grêles), résultant indirectement de ces ablations (fig. 17). On pourrait, en effet, penser obtenir, de cette façon, une réduction de la taille du méristème orthotrope qui, nous l'avons vu, conduit à une certaine dédifférenciation de celui-ci. Il est possible de réfuter en grande partie cette objection, dès maintenant, car on peut remarquer, que cette vigueur moindre n'empêche pas la production, bien qu'irrégulière, de rameaux plagiotropes. Mais d'autres arguments nous seront fournis, lors de l'étude d'autres espèces de *Phyllanthus*

herbacés, en particulier, lorsqu'on pratiquera sur eux une ablation continue et durant longtemps de leurs rameaux plagiotropes.

Cette expérience fournit encore une autre preuve de l'action directe des feuilles assimilatrices de la base de l'axe orthotrope principal sur le fonctionnement du méristème de cet axe. En effet, chez *P. debilis*, on constate que le rythme d'initiation foliaire de l'axe principal est plus rapide chez les plantes traumatisées du lot 1 que chez les plantes intactes (fig. 18).

Fig. 17. — *P. debilis*.

*A*. Individu du premier lot où on enlève les jeunes feuilles ainsi que les ébauches latérales plagiotropes et orthotropes qu'elles abritent.

*B*. Individu du deuxième lot où on retire les productions axillaires seulement.

*C*. Individu du troisième lot où on supprime uniquement les bourgeons orthotropes secondaires.

Remarquons que les entre-nœuds restent très courts dans le premier lot où on enlève les feuilles.

Les rameaux plagiotropes ayant aussi, à certains stades de leur développement, ainsi que nous l'établirons plus loin, un rôle inhibiteur de l'organogenèse du méristème orthotrope principal, on pourrait penser que ce sont eux, et non les feuilles, qui interviennent dans l'expérience menée chez *P. debilis*. Or, nous avons pu constater que l'augmentation de la vitesse d'organogenèse du méristème orthotrope principal se produit bien avant les premières suppressions de rameaux

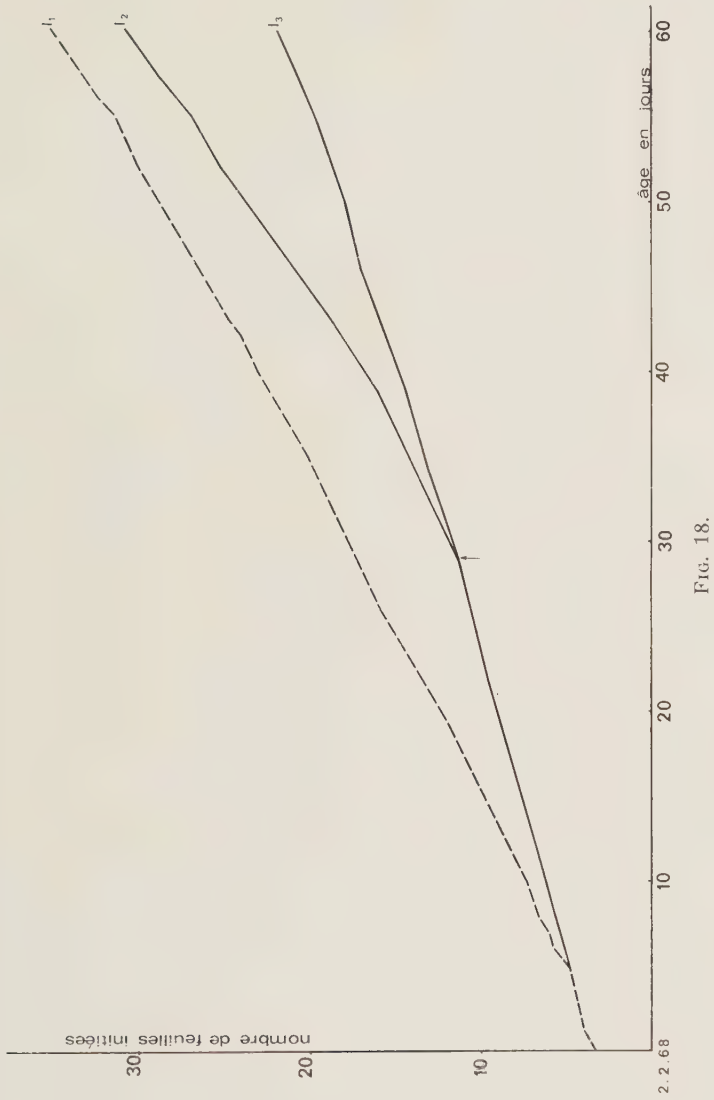



Fig. 18.

Fig. 18. — Courbes d'initiation foliaire sur l'axe orthotrope principal d'individus de *P. debilis*, mis en expérience dès les premiers stades après la germination.

$l_1$, courbe d'initiation foliaire du lot 1 ; $l_2$, courbe d'initiation foliaire du lot 2 ; $l_3$, courbe d'initiation foliaire du lot 3.

Les courbes des lots 2 et 3 sont confondues au début jusqu'à la flèche qui indique le niveau moyen d'apparition des rameaux plagiotropes et, par conséquent, celui où, dans le lot 2, débute leur ablation.

Nous n'avons pas représenté la vitesse d'initiation foliaire du lot de plantes intactes car elle est identique à celle du lot 3.

plagiotropes; elle ne peut donc pas être le fait de ces derniers. On pourrait incriminer aussi les bourgeons orthotropes secondaires latents, mais dans le lot 3 où nous n'avons éliminé qu'eux, on observe une vitesse d'initiation foliaire identique à celle du lot témoin.

Les feuilles assimilatrices jouent donc bien un rôle dans la vitesse de morphogenèse foliaire de l'axe qui les a formées en la ralentissant, dans les conditions normales. Divers auteurs ont observé des faits comparables sur les feuilles d'autres végétaux et, en particulier, NEVILLE sur les feuilles de *Gleditsia triacanthos* L. Nous avons eu déjà l'occasion d'en parler dans une note précédente avec P. NEVILLE (BANCILHON et NEVILLE, 1966). Nous reviendrons sur ce phénomène au cours de l'étude du rôle des rameaux plagiotropes qui, nous l'avons déjà dit, ont la même action que les feuilles sur le rythme d'organogenèse de la tige principale. Mais, dès maintenant, signalons que les jeunes feuilles, comme les jeunes rameaux plagiotropes, exercent une sorte de rétro-inhibition sur le méristème qui vient de les édifier. Ce processus n'est pas sans rappeler ce qui se passe au niveau cellulaire, par exemple lors de synthèses d'enzymes.

Ainsi donc, les feuilles assimilatrices premières formées par l'axe principal issu de la germination de la graine exercent une influence sur le fonctionnement du méristème de cet axe. Nous avons pu établir, chez *P. debilis,* que cette influence, si elle détermine un ralentissement du rythme d'organogenèse, se traduit aussi par une accélération de l'acquisition, par ce méristème, de caractères différenciés; en particulier, il est plus vite capable d'exercer son rôle organisateur qui lui confère la possibilité d'orienter dans le sens plagiotrope les ébauches méristématiques édifiées juste en dessous de lui.

Reste à savoir maintenant si les feuilles de la base de l'axe orthotrope principal sont responsables entièrement de l'évolution que subit le méristème orthotrope au cours des premières étapes de son développement, ou bien si elles n'en sont qu'un des facteurs et si celle-ci se produirait sans elles. A notre avis, les feuilles jouent un rôle très important dans le changement du fonctionnement du méristème orthotrope, ainsi que nous venons de le montrer chez *P. debilis.* Cependant, chez cette espèce, l'apparition assez rare d'une feuille écailleuse ainsi que la production discontinue de rameaux plagiotropes notés malgré l'effeuillage régulier, laisse supposer que ce changement finirait tout de même par avoir lieu. En effet, il est vraisemblable que d'autres portions de la plante interviennent aussi pour modifier le comportement de l'axe orthotrope à ses débuts. On peut penser que les cotylédons favorisent aussi ce changement de situation ou encore les tissus superficiels des tiges qui, chez de jeunes individus, jouent, tout comme les feuilles, un rôle dans la photosynthèse. En outre, nous examinerons, plus loin, le rôle des rameaux plagiotropes, dès qu'ils ont commencé à être édifiés, sur l'évolution de ce phénomène.

*b)* ***Le cas de*** **P. amarus** [Raviart]. — Chez ce *Phyllanthus,* nous l'avons déjà dit, l'axe principal issu de la graine ne présente générale-

ment que quatre feuilles assimilatrices au-dessus des cotylédons. Le premier rameau plagiotrope, initié à l'aisselle de la troisième de ces feuilles, a une croissance limitée et ne porte pas de fleurs dans les conditions écologiques (hiver avec éclairage d'appoint) où a été réalisé le groupe d'expériences que nous allons décrire. Ses aisselles foliaires sont généralement vides sauf quelques-unes qui, dans ces conditions, peuvent abriter un bourgeon végétatif.

Indiquons aussi que, soustrait à certaines corrélations d'inhibition, ce rameau, à l'inverse, continue, dans la plupart des cas, sa croissance dans le système plagiotrope et finit par porter des fleurs. Quinze pour cent d'entre eux, cependant, présentent une croissance limitée, l'arrêt ayant lieu sensiblement au même niveau que sur le rameau de même rang de la plante intacte. En outre, on peut observer, alors, le développement de productions axillaires diverses, à caractère végétatif plus ou moins accusé : cals (de petite taille et qui, généralement, ne donnent naissance à aucune néoformation de bourgeon), axes orthotropes, ramifications plagiotropes ainsi que des intermédiaires morphologiques variés reliant les émissions orthotropes à celles de construction plagiotrope et ces dernières aux structures florales.

L'expérimentation, que nous avons effectuée sur cette espèce, a consisté à priver la base de l'axe principal d'une part, des quatre feuilles assimilatrices, à divers stades ontogéniques de leur développement, d'autre part, des cotylédons (cela sur des lots de plantes différents, comptant chacun 40 individus environ) et à examiner le résultat de ces ablations sur le comportement de l'axe orthotrope principal proprement dit. Sur ces mêmes plantes, quand le premier rameau plagiotrope mesurait 300 µ jusqu'à son apex et comptait quatre à cinq feuilles initiées, on a sectionné l'axe principal au-dessus de la quatrième feuille assimilatrice, en prenant soin d'enlever tous les autres bourgeons de la partie orthotrope restante. On a pu, alors, observer aussi le résultat de ces ablations foliaires sur les productions axillaires du premier rameau plagiotrope ainsi libéré.

L'expérience a été conduite avec un lot témoin (fig. 19, lot 1) sur lequel on a laissé se développer librement les deux cotylédons, les quatre feuilles assimilatrices et le premier rameau plagiotrope. Sur un deuxième lot (fig. 19, lot 2) les cotylédons et le premier rameau plagiotrope sont conservés, les feuilles assimilatrices étant enlevées lorsqu'elles ont atteint une longueur comprise entre 1 et 2 mm (en moyenne 1,27 mm). Signalons que, dans ce cas, les premières de ces feuilles ont été supprimées alors que le premier rameau plagiotrope n'était pas initié et que, pour la dernière, il mesurait au plus 300 µ de longueur en moyenne (cette feuille ayant été retirée la veille ou, parfois, le jour même de la section de l'axe principal). Le 3e lot (fig. 19, lot 3) se différencie du 2e par la grandeur des feuilles assimilatrices au moment de leur ablation, leur longueur étant alors comprise entre 4 et 5 mm (en moyenne 4,42 mm). De plus, dans ce lot, comme dans le précédent, les trois premières feuilles ont été supprimées alors que

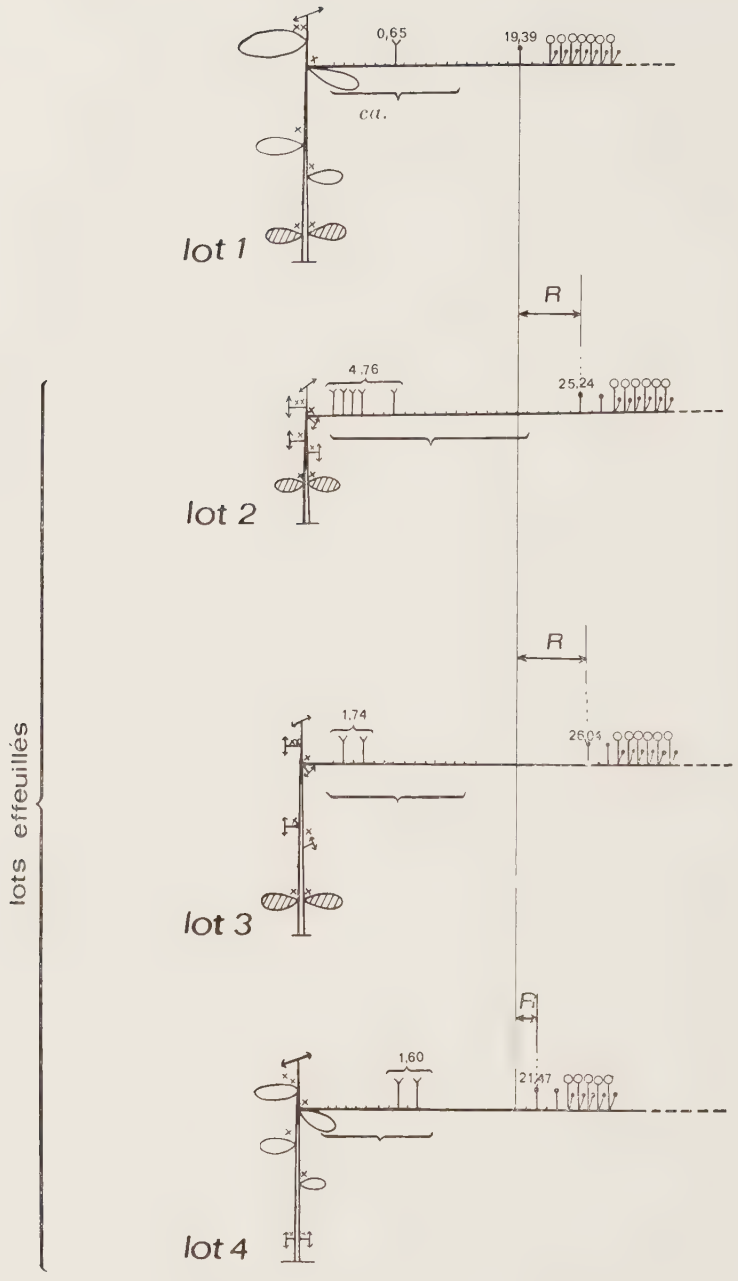



FIG. 19. — Schémas récapitulatifs des interventions pratiquées sur des individus de *P. amarus* [Raviart] dans l'expérience d'ablation des quatre feuilles assimilatrices de l'axe orthotrope principal ou des cotylédons et résultats obtenus, à la suite de ces ablations, sur le comportement axillaire du premier rameau plagiotrope.

Lot 1 : lot témoin à axe principal non effeuillé.
Lot 2 : ablation des feuilles assimilatrices aux stades de 2 à 3 mm.
Lot 3 : ablation des feuilles assimilatrices aux stades de 4 à 5 mm.
Lot 4 : ablation des cotylédons aux stades de 2 à 3 mm.

*R*, retard dans l'apparition de la floraison; *ca.*, emplacement des cals.

*A gauche,* on a indiqué le nombre moyen d'émissions latérales végétatives par individu (Y), *à droite,* le niveau moyen d'apparition de la première aisselle florale ( $\overset{\bullet}{\uparrow}$, $\overset{\circ}{\triangleright}\bullet$).

le premier rameau plagiotrope était à un stade très précoce de son développement; par contre, quand on a retiré la 4e (3 à 10 jours après la section de l'axe orthotrope principal), il est certain que ce rameau était plus évolué. Enfin, sur un 4e et dernier lot (fig. 19, lot 4), on a enlevé les cotylédons alors qu'ils mesuraient de 2 à 3 mm et on a laissé se développer les quatre feuilles assimilatrices qui leur font suite, ainsi que le premier rameau plagiotrope soustrait, comme il a été indiqué, à certaines corrélations d'inhibition.

La seule réaction que nous ayons notée concernant l'axe orthotrope a trait à sa vitesse d'organogenèse qui est d'autant plus accélérée que les feuilles de la base de cet axe ont été enlevées à un jeune stade. Rappelons que chez *P. debilis*, on avait constaté aussi une nette augmentation du rythme d'initiation foliaire après ablation des feuilles de l'axe principal à un stade peu avancé de leur développement.

Par contre, la suppression de ces organes entraîne des résultats plus importants et plus nombreux sur la morphogenèse du premier rameau plagiotrope, à condition, toutefois, que ces feuilles ne soient pas complètement développées. En effet, leur ablation, à ce stade, ne modifie pas le comportement axillaire du premier rameau plagiotrope qui est, alors, identique à celui du rameau plagiotrope du lot témoin.

α) **Conséquences sur le premier rameau plagiotrope de l'ablation entre 1 et 2 mm des quatre feuilles assimilatrices situées au-dessus des cotylédons.** — Lorsqu'on enlève les quatre feuilles assimilatrices de l'axe orthotrope principal aux stades de 1 à 2 mm, on constate que la floraison sur le premier rameau plagiotrope apparaît en moyenne, dans le lot 2, à l'aisselle 25, 24 ± 0,59 (1), tandis que, dans le lot témoin, elle débute, en moyenne, à l'aisselle 19,39 ± 0,59 (1). Par suite, l'ablation de quatre feuilles assimilatrices sur l'axe orthotrope principal est responsable d'un retard de six aisselles environ dans la mise à fleurs aux aisselles du premier rameau plagiotrope (fig. 19, lots 1 et 2).

Remarquons, cependant, que si l'apparition de la floraison est retardée, son installation définitive sur l'ensemble des rameaux (c'est-à-dire le niveau à partir duquel ils ont tous leurs axillums fleuris) a lieu à la même aisselle (aisselle 30) sur les rameaux plagiotropes des individus à axe principal effeuillé et non effeuillé (fig. 20 et 21). L'étalement dans l'apparition de la floraison étant le même, c'est donc que sur les individus effeuillés, la floraison est, à ses débuts, moins souvent interrompue.

L'ablation des feuilles assimilatrices de l'axe principal, aux stades indiqués, se fait sentir aussi sur les productions axillaires autres que florales du premier rameau plagiotrope. Mais, avant de voir le rôle exercé par ces feuilles de 1,27 mm sur les productions axillaires végé-

(1) Ce nombre représente l'erreur standard de la moyenne donnée par la formule $Sm = \frac{\sigma}{\sqrt{n-1}}$ dans laquelle $\sigma$ désigne l'écart-type et n le nombre d'individus. A partir de ce nombre on peut calculer les limites de l'intervalle de confiance de cette moyenne correspondant au coefficient de sécurité que l'on a choisi.

Fig. 20.

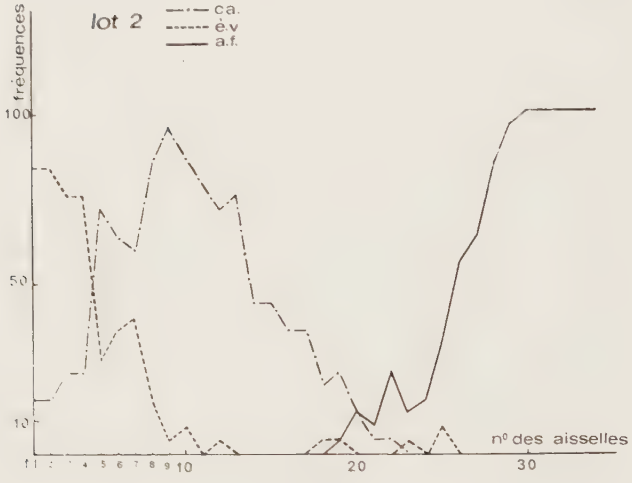



Fig. 21.

Fig. 20 à 23. — *P. amarus* (Raviart). Graphique indiquant, aux différentes aisselles du premier rameau plagiotrope libéré des corrélations provenant du sommet de la plante, la fréquence des cals *(ca.)*, des émissions latérales végétatives *(é. v.)* et des fleurs *(a. f.)*.

*Fig. 20* : sur le lot 1 témoin.

*Fig. 21* : sur le lot 2 (ablation des feuilles aux stades de 1 à 2 mm).

*Fig. 22* : sur le lot 3 (ablation des feuilles aux stades de 4 à 5 mm).

*Fig. 23* : sur le lot 4 (ablation des cotylédons aux stades de 2 à 3 mm).

tatives, rappelons, d'abord, que la présence de ces productions, dans la partie proximale du premier rameau plagiotrope, est liée à la levée de corrélations d'inhibition provenant des portions sus-jacentes à ce

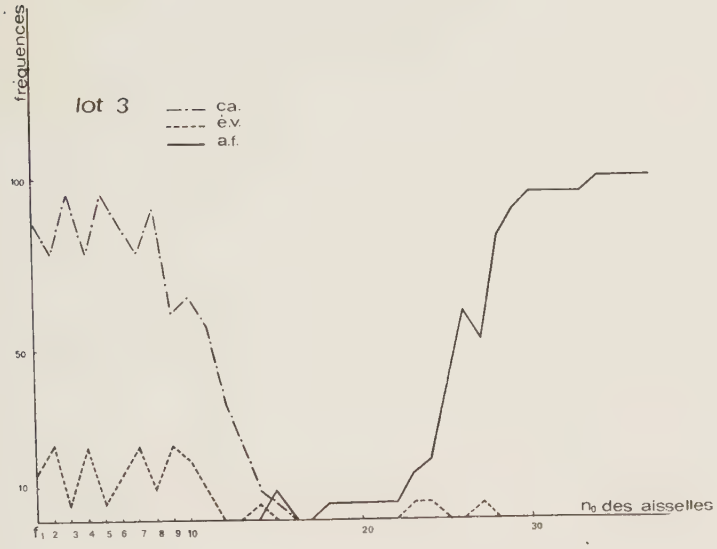



Fig. 22.

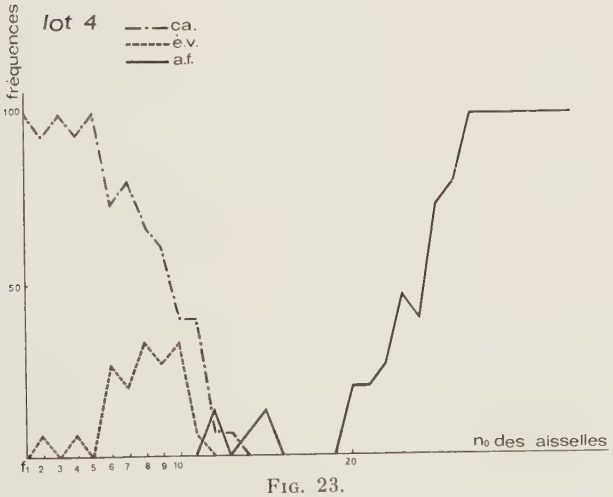



Fig. 23.

rameau. Ajoutons que leur nombre est plus important quand ce rameau est ainsi isolé à un stade ni trop précoce, ni trop avancé dans son développement.

Aussi, dans le lot 1 de notre expérience où nous avons uniquement supprimé les portions supérieures du végétal, alors que le premier rameau plagiotrope mesurait seulement 300 μ, nous n'avons obtenu que très peu d'émissions latérales végétatives (0,65 ± 0,18 en moyenne par individu, fig. 19, lot 1). Nous en avons observé un plus grand nombre dans le lot 2 (4,76 ± 0,36 en moyenne par individu, fig. 19,

lot 2), où, en plus de cette opération, nous avons pratiqué l'ablation des feuilles assimilatrices de la base de l'axe principal, alors qu'elles mesuraient 1 à 2 mm. Mais si, sur les rameaux plagiotropes de rang 1 du premier lot, comme sur ceux du lot 2, on peut noter des émissions latérales végétatives dans toute la zone proximale précédant celle où apparaît la floraison, l'augmentation du nombre de ces émissions dans le lot 2, à la suite de l'effeuillage de la base de l'axe principal, ne porte que sur les huit premières aisselles (fig. 20 et 21).

Au contraire, l'ablation des quatre feuilles assimilatrices de l'axe orthotrope principal aux stades de 1 à 2 mm ne modifie pas le nombre des cals obtenus sur le premier rameau plagiotrope (qui est, dans ce cas, en moyenne de $9,96 \pm 0,55$ par rameau c'est-à-dire non significativement différent (1) de celui observé dans le lot 1 témoin : $10,26 \pm 0,29$). Seule leur localisation change : on assiste à un déplacement acropète de leur zone d'apparition qui ressort nettement de l'analyse comparée des figures 20 et 21 (sur les rameaux plagiotropes du lot 1 témoin, ils peuvent s'étendre de l'aisselle 1 à l'aisselle 17, alors que sur ceux du lot 2, ils sont très peu nombreux au début, mais on peut en trouver jusqu'à l'aisselle 22). Ayant déjà constaté que, sur les rameaux plagiotropes du lot 1, la floraison débutait en moyenne à l'aisselle 19,39, nous pouvons dire que des aisselles qui sont florifères sur le premier rameau plagiotrope de ce lot, peuvent être occupées par des cals sur ce même rameau dans le lot 2 (fig. 10, lots 1 et 2).

Signalons que Roux, dans une expérience non publiée, avait noté aussi, après ce même type d'ablations, un renforcement des réponses axillaires orthotropes en début de rameau, et un retard dans l'apparition de la floraison. Comme cette expérience avait été faite en été, on peut affirmer que les conditions saisonnières n'influent pas sur le sens général du phénomène.

β) **Conséquences sur le premier rameau plagiotrope de l'ablation, entre 4 et 5 mm, des quatre feuilles assimilatrices situées au-dessus des cotylédons.** — Compte tenu de ce qui a été déjà mentionné, on peut remarquer que, si dans le lot précédent, les quatre feuilles de la base de l'axe orthotrope principal ont joué leur rôle sur le méristème de cet axe jusqu'à une longueur de 1 à 2 mm choisie pour leur ablation, dans le lot 3 de cette même expérience, il n'y a que trois feuilles qui ont pu agir jusqu'aux stades de 4 à 5 mm où elles ont été enlevées, la quatrième n'ayant pu exercer une action qu'au début de son développement (puisque, au moment où a été pratiquée la section de l'axe principal, elle ne mesurait pas encore 4 à 5 mm de longueur). Il ne semble pas, cependant, que cet inconvénient ait apporté des perturbations sérieuses dans le sens général du comportement du troisième lot par rapport

(1) La comparaison des moyennes a été effectuée en établissant le rapport suivant : $t = \frac{m_1 - m_2}{Sd}$ dans laquelle $m_1$ et $m_2$ sont les moyennes obtenues et Sd l'erreur standard de la différence de ces moyennes.

au lot précédent. En effet, on a pu observer qu'un effeuillage de ce type sur l'axe principal, entraîne, sur l'apparition de la floraison axillaire du premier rameau plagiotrope, un retard analogue à celui constaté lors de la suppression de ces mêmes feuilles alors que leur longueur atteignait 1,27 mm en moyenne. En effet, dans ce dernier cas, la floraison apparaissait, en moyenne, à l'aisselle 25,24 ± 0,59, alors qu'elle débute, à présent, en moyenne, à l'aisselle 26,04 ± 0,64 (fig. 19, lots 2 et 3) et la comparaison de ces deux moyennes nous montre que la différence observée n'est pas significative.

Quant à l'effet de l'ablation des quatre feuilles de l'axe orthotrope principal au stade de 4 à 5 mm sur les productions axillaires végétatives du premier rameau plagiotrope, il se traduit par une légère augmentation de leur nombre par rapport au lot témoin : 1,74 ± 0,27 en moyenne par individu, contre 0,65 ± 0,18 (fig. 19, lots 3 et 1). Quant aux cals, leur nombre et leur localisation sont les mêmes que dans la série témoin (fig. 22 et 20). Ainsi le nombre moyen de cals par individu dans le lot 3 est de 9,43 ± 0,39, ce qui n'est pas significativement différent de 10,26 ± 0,29 dans le lot témoin.

γ) **Conséquences sur le premier rameau plagiotrope de l'ablation des cotylédons.** — Si on retire les cotylédons quelques jours après leur étalement, alors qu'ils mesurent 2 à 3 mm de long et que les deux feuilles suivantes sont à peine visibles à l'œil nu, on obtient encore par rapport au lot 1, témoin, un retard dans l'installation des processus floraux sur le premier rameau plagiotrope (fig. 19, lot 4), mais, cette fois-ci, il est beaucoup moins net que lors des ablations des quatre feuilles assimilatrices suivantes aux deux stades déjà étudiés.

Quant au nombre des émissions latérales végétatives portées par le premier rameau plagiotrope, après ablation des feuilles cotylédonaires, il subit une légère augmentation par rapport à celui obtenu sur le rameau plagiotrope de même rang du lot témoin et il est à peu près le même que celui noté lors de l'ablation des quatre feuilles assimilatrices de l'axe orthotrope principal au stade de 4 à 5 mm (fig. 19, lot 4 et 3). En effet, dans le lot 4, le nombre moyen d'émissions latérales végétatives par individu est de 1,60 ± 0,11, ce qui est significativement différent de 0,65 ± 0,18 dans le lot témoin et semblable à 1,74 ± 0,27 dans le lot 3.

En ce qui concerne les cals, leur nombre et leur position sont pratiquement les mêmes que sur le rameau plagiotrope du lot 1 (fig. 23 et fig. 20). Donc, l'ablation des deux feuilles cotylédonaires a, sur les productions axillaires végétatives du premier rameau plagiotrope, un effet comparable à celui amené principalement par l'ablation des trois feuilles assimilatrices, retirées alors qu'elles avaient une longueur moyenne de 4,42 mm. Par conséquent, il semble que, comparativement, chaque cotylédon ait, à ce point de vue, une action plus importante que chacune des feuilles assimilatrices suivantes. Le résultat est inversé si on considère le niveau d'apparition de la flo-

raison (le retard ayant été de deux aisselles environ après ablation des deux feuilles cotylédonaires et de 6 aisselles après ablation des quatre feuilles assimilatrices dont trois surtout, nous l'avons dit, avaient pu exercer une action).

*c) **Récapitulation des résultats obtenus et conclusions concernant l'action des feuilles chlorophylliennes de l'axe principal et celle des cotylédons.*** — Ainsi, chez *P. amarus*, l'ablation, à certains stades de leur développement, des feuilles chlorophylliennes de l'axe principal ou des cotylédons, détermine, sur le premier rameau plagiotrope, deux types d'effets : l'un, sur ses processus de floraison, l'autre, sur ses réactions axillaires végétatives.

Voyons d'abord ce qui concerne la production de fleurs. Que nous ayons enlevé, à la base de l'axe orthotrope principal, soit les quatre feuilles assimilatrices au stade de 1 à 2 mm (lot 2), ou de 4 à 5 mm (lot 3), soit seulement les cotylédons (lot 4), dans tous les cas, nous avons constaté, par comparaison avec le lot témoin, un retard dans la mise à fleurs sur le premier rameau plagiotrope. L'action des feuilles chlorophylliennes de l'axe principal sur le phénomène de floraison axillaire du premier rameau plagiotrope, apparaît donc évidente, au moins lorsque ces organes sont enlevés aux stades que nous avons choisis.

Peut-on apporter quelques précisions concernant leur mode d'action?

Nous avons déjà décrit le comportement du premier rameau plagiotrope, au cours des premières étapes de son développement. Faiblement orienté vers la plagiotropie par un méristème orthotrope encore peu inducteur dans ce sens, il ne possède pas encore, à ces stades, l'intégralité de son rôle organisateur; aussi, les premières aisselles de ce rameau sont, soit vides, soit occupées par des cals ou des ramifications orthotropes secondaires. Au cours de son fonctionnement, il acquiert ensuite progressivement ce rôle, comme le souligne le gradient de structures déjà mentionné, et devient alors capable d'orienter les méristèmes latéraux dans le sens floral. L'enlèvement, soit des feuilles de la base de l'axe orthotrope principal, et cela jusqu'à la longueur de 4 à 5 mm, soit des cotylédons au stade de 3 mm, entraînant, comme nous venons de le constater, un retard dans l'apparition de la floraison du premier rameau plagiotrope, nous pouvons dire que, dans les expériences réalisées, l'évolution du méristème plagiotrope a été plus lente et qu'il a acquis plus tard son rôle organisateur, ces faits étant la conséquence de l'absence de feuilles de longueur supérieure à 5 mm ou de celle des cotylédons mesurant plus de 3 mm. Donc, dans les conditions normales, les quatre feuilles de la base de l'axe orthotrope principal, lorsqu'elles ont une longueur supérieure à 5 mm, et les cotylédons pour une longueur supérieure à 3 mm, amènent le méristème du premier rameau plagiotrope à devenir plus vite inducteur de la floraison.

Toutefois, il faut bien souligner que ce rôle activateur des feuilles de la base de l'axe orthotrope principal n'est pas exercé par ces der-

nières, quel que soit leur stade de développement au-delà des limites indiquées ci-dessus, puisque, du moins pour les quatre feuilles assimilatrices au-dessus des cotylédons, lorsqu'elles sont arrivées au terme de leur croissance, elles n'ont plus aucune influence.

Ces feuilles de la base de l'axe orthotrope principal, à certains stades assez avancés de leur développement, interviennent-elles directement ou indirectement sur ce méristème plagiotrope ?

Il nous a été possible de montrer, chez *P. debilis*, que les feuilles assimilatrices de la base de l'axe orthotrope principal, produites par le méristème de cet axe, ont, « en retour », dans les conditions normales et à des stades assez avancés de leur développement, une action directe sur ce même méristème. Celui-ci, principalement sous leur influence, voit son mode de fonctionnement changer progressivement, ce qui contribue à expliquer les modifications de structure de la plante au cours des premières étapes de son développement.

Nous appuyant sur ce qui a été observé chez *P. debilis*, mais aussi sur le fait que, chez *P. amarus*, l'ablation des feuilles de la base de l'axe orthotrope principal, surtout à leurs jeunes stades, entraine une augmentation du rythme d'organogenèse du méristème terminal orthotrope, il paraît vraisemblable de penser que, chez cette dernière espèce, ces feuilles, à des stades avancés de leur développement, mais non au terme de ce dernier, ont aussi une action directe sur le méristème orthotrope terminal. Elles contribuent à le faire passer progressivement d'un premier système de fonctionnement (qui était celui des premières étapes suivant la germination) à un système de fonctionnement nouveau où ce méristème, ayant alors acquis toutes ses propriétés orthotropes, exerce un rôle organisateur typique et, alors, induit en plagiotrope les ébauches latérales situées à son voisinage.

Ainsi, dans nos expériences, l'évolution du méristème orthotrope a été retardée, comme nous l'avons souligné, par l'ablation des feuilles de la base de l'axe orthotrope principal. Ce méristème a alors initié « en retour » des rameaux plagiotropes moins évolués dont le méristème a acquis plus tard son rôle organisateur, d'où le retard constaté dans l'apparition de la floraison.

L'action des feuilles assimilatrices de la base de l'axe principal sur la morphogenèse du premier rameau plagiotrope, donc sur le fonctionnement du méristème de cet axe, apparaît indirecte car, semble-t-il, due en réalité au résultat de l'activité de ces feuilles sur le méristème de l'axe principal.

D'après ce qui a été déjà vu, il est clair que l'étendue de la zone stérile proximale du premier rameau plagiotrope, où peuvent se localiser les réactions axillaires végétatives, dépend du niveau d'apparition des fleurs, c'est-à-dire est liée, en définitive, à l'état dans lequel se trouve ce méristème plagiotrope au moment de sa formation et à l'évolution ultérieure dont il est le siège.

Du retard de la floraison axillaire, constaté sur le premier rameau plagiotrope après ablation des feuilles de la base de l'axe principal et

des cotylédons, aux stades choisis, il découle que la longueur de la zone proximale stérile est alors plus importante. Nous avons déjà décrit les modifications qui s'y produisent après ces ablations et qui sont relatives à la fréquence des cals et des émissions latérales végétatives. Nous allons voir, maintenant, si ces modifications, obtenues dans l'intensité du fonctionnement axillaire, répondent au même déterminisme que celui qui a été déjà noté pour les aisselles florales.

En effet, occupons-nous des lots 2 et 3 où sont enlevées, d'une part, les feuilles de la base de l'axe orthotrope aux stades compris entre 1 et 2 mm et, d'autre part, ces mêmes feuilles retirées lorsqu'elles ont atteint 4 à 5 mm. Nous venons de voir que l'incidence de ces deux opérations est la même en ce qui concerne l'apparition du processus floral axillaire. Par contre, l'ablation des feuilles de longueur comprise entre 1 et 2 mm détermine des réactions axillaires incomparablement plus importantes que lors des ablations de feuilles mesurant 4 à 5 mm. Dans ce dernier cas, d'ailleurs, les résultats obtenus, à ce sujet, sont très proches de ceux notés sur le premier rameau plagiotrope du lot 1 à axe principal non effeuillé, mis à part que le nombre d'émissions latérales végétatives est légèrement supérieur (1,74 en moyenne par individu au lieu de 0,65).

Ces faits peuvent s'expliquer de la façon suivante : les aisselles des rameaux plagiotropes subissent, au cours du temps, une évolution propre de leurs potentialités. Suivant l'état où elles se trouvent, elles ne perçoivent pas alors de la même façon les influences inhibitrices provenant des feuilles de la base de l'axe orthotrope principal, influences qui paraissent diminuer avec le stade de développement de ces feuilles. Ainsi, quand ces aisselles sont peu évoluées (ce qui est le cas dans l'expérience où on a supprimé des feuilles de 1 à 2 mm), elles sont sensibles à l'influence inhibitrice des feuilles de la base de l'axe orthotrope principal, puisque l'ablation de ces dernières détermine sur le premier rameau plagiotrope une nette augmentation du nombre des productions axillaires végétatives. Au contraire, lorsque leur évolution est plus poussée, elles réagissent beaucoup moins à l'action inhibitrice des feuilles de la base de l'axe orthotrope principal qui est aussi, certainement, moins importante. Autrement dit, les feuilles, entre 1 et 5 mm, conditionnent les aisselles de la base du rameau plagiotrope, déterminant la diminution de leurs possibilités de produire des bourgeons végétatifs axillaires.

En ce qui concerne les cals, après ablation des feuilles de la base de l'axe orthotrope principal, à des stades peu avancés de leur développement, ils se localisent à la suite des émissions latérales végétatives occupant la partie proximale du rameau et s'étendent plus loin sur cet axe que dans les lots 3 et 4.

Ces résultats se comprennent aisément puisqu'on sait que, non seulement chaque aisselle évolue au cours du temps, comme nous venons de le mentionner, mais encore que, du fait de l'évolution que subit le méristème plagiotrope au cours de son fonctionnement, les

aisselles successives de ce rameau n'ont pas atteint le même état de différenciation.

Cette action des feuilles est-elle indirecte, passant par des modifications que ces organes induiraient, soit sur le méristème orthotrope (qui, modifié dans son fonctionnement, produirait des rameaux plagiotropes de type différent), soit sur le méristème plagiotrope lui-même, ou bien est-elle directe, s'exerçant sans intermédiaires sur les aisselles foliaires ? La première proposition de cette alternative nous semble à écarter car, si les modifications de réactivité des aisselles basales du rameau étaient le fait de transformations dans les propriétés organisatrices du méristème plagiotrope, celles-ci devraient, très vraisemblablement, se traduire aussi au niveau des productions florales. Or, il n'en est rien. Il semble donc que les feuilles chlorophylliennes de la base de l'axe orthotrope principal, dans le contexte de ce phénomène, exercent plutôt, à certains de leurs stades évolutifs, une action inhibitrice directe sur les aisselles de la base du rameau plagiotrope. Leur activité se traduit d'une part, par l'empêchement dicté à ces aisselles de produire des bourgeons végétatifs axillaires, d'autre part, en provoquant l'évolution des cellules constituant ces aisselles, de telle sorte que, même lorsque ces feuilles ont perdu leur pouvoir inhibiteur, elles sont incapables d'évoluer en méristème de rameau.

En conclusion, nous pouvons dire que les feuilles assimilatrices de la base de l'axe orthotrope principal jouent plusieurs rôles sur le comportement axillaire du premier rameau plagiotrope : les uns, directement sur les aisselles de ce rameau (ce qui est le cas pour les productions axillaires végétatives), les autres, indirectement en agissant sur le méristème de l'axe orthotrope qui, en retour, entraîne des transformations dans les propriétés organisatrices du méristème plagiotrope (ce qui est le cas pour les productions florales).

### *2° Rôle des feuilles du premier rameau plagiotrope.*

Après l'analyse, chez *P. amarus* [Raviart], de l'action des feuilles de la base de l'axe orthotrope principal, vient se placer, tout naturellement, chez cette même espèce, l'étude du rôle des feuilles du rameau plagiotrope.

Pour ce faire, nous avons fixé notre choix sur le premier de ces rameaux édifié par la jeune plante à cause de son comportement spécial, déjà décrit aussi bien dans les conditions normales, qu'une fois libéré des corrélations provenant des parties supérieures du végétal. En particulier, dans les conditions saisonnières où se sont déroulées les expériences qui vont suivre, ce rameau n'a jamais porté de fleurs sur la plante intacte, mais nous savons qu'on obtient une floraison axillaire en l'isolant des portions du végétal situées au-dessus de lui.

Voici le détail du protocole utilisé dans tout le groupe d'expériences que nous allons maintenant relater.

Après avoir sectionné l'axe orthotrope principal au-dessus de ce premier rameau, alors qu'il est à un stade de développement précoce (quatre à sept feuilles initiées), on laisse certains rameaux se développer sans traumatismes, alors que sur d'autres, dès leur base, on enlève régulièrement les feuilles. Chacune de ces deux séries est subdivisée en deux lots. Dans les lots 1 (comptant 40 individus dans la série effeuillée et 30 seulement dans la série non effeuillée), on enlève

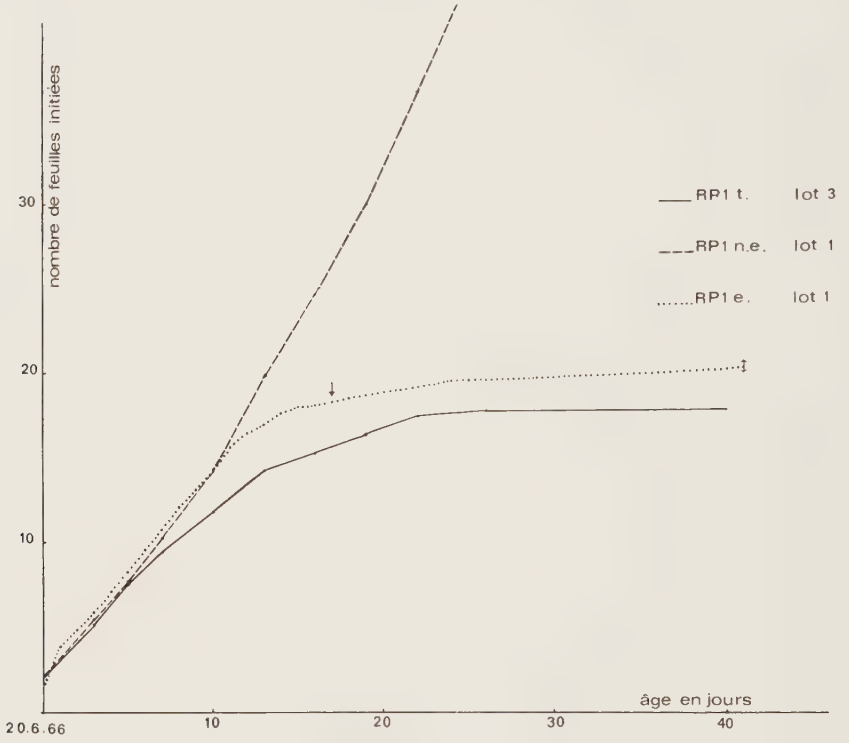



Fig. 24. — *P. amarus* [Raviart]. Expérience d'ablation de feuilles de longueur comprise entre 0,5 et 1 mm sur le premier rameau plagiotrope.

Rythme d'initiation foliaire :

— du premier rameau plagiotrope du lot 3 sur plante intacte (*RP 1* t. lot 3) ;

— du premier rameau plagiotrope du lot 1 non effeuillé, libéré des corrélations provenant du sommet de la plante (*RP 1* n. e. lot 1) ;

— du premier rameau plagiotrope du lot 1 effeuillé correspondant (*RP 1* e. lot 1). Dans ce lot, la flèche indique l'arrêt des effeuillages au bout de 17 jours.

les émissions latérales végétatives qui se développent au cours de l'expérience dès qu'elles sont visibles, alors que dans les lots 2 (comportant 15 individus environ par série), on les laisse se développer afin d'étudier leur nature. On conserve, en outre, un lot de plantes (de 15 à 20 individus) sur lesquelles aucune intervention n'a été pratiquée (lot 3).

Nous avons réalisé plusieurs expériences de ce type dans lesquelles

nous avons enlevé, sur le premier rameau plagiotrope, les feuilles à divers stades de leur développement.

Nous envisagerons successivement les conséquences de ces ablations, d'abord sur le comportement du méristème apical plagiotrope, ensuite sur celui des aisselles des feuilles produites par ce rameau.

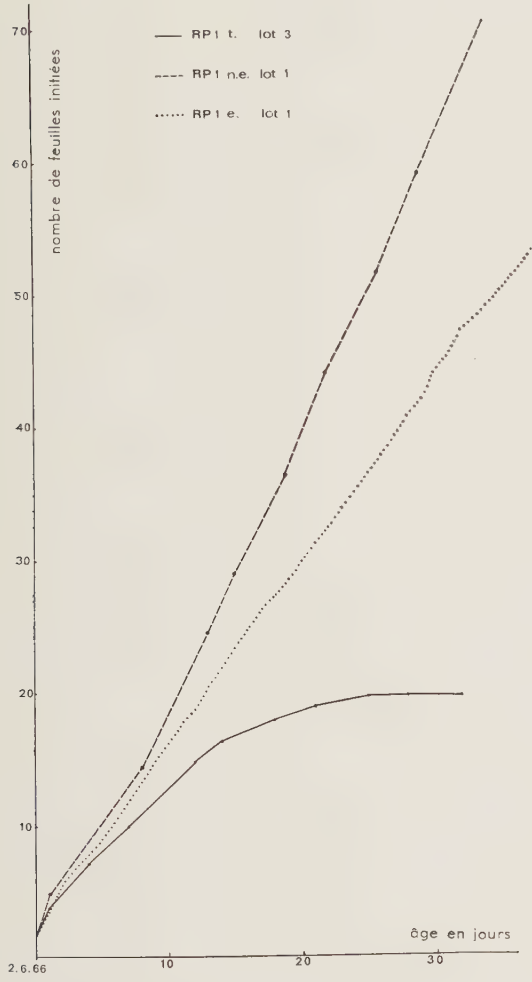



Fig. 25.

*P. amarus* [Raviart]. Expérience d'ablation de feuilles de longueur comprise entre 2,5 et 3,9 mm sur le premier rameau plagiotrope.

Rythme d'initiation foliaire :

— du premier rameau plagiotrope du lot 3 sur plante intacte (*RP1* t. lot 3) ;

— du premier rameau plagiotrope du lot 1 non effeuillé, libéré des corrélations provenant du sommet de la plante (*RP 1* n. e. lot 1) ;

— du premier rameau plagiotrope du lot 1 effeuillé correspondant (*RP 1* e. lot 1).

La plupart des résultats que nous donnerons ont été obtenus sur les lots 1, les lots 2 n'ayant servi qu'à déterminer la qualité des émissions latérales végétatives. Quant au lot 3, il nous a permis de tester, dans les mêmes conditions écologiques, le comportement du premier rameau plagiotrope sur la plante intacte.

*a) **Action des feuilles du premier rameau plagiotrope sur le fonctionnement du méristème apical de cet axe.*** — Indiquons, tout d'abord, que si on compare les vitesses d'initiation foliaire et de croissance

sur le premier rameau plagiotrope du lot 1 de la série non effeuillée avec celles du premier rameau plagiotrope du lot 3, on constate que, sur ce dernier lot, ces vitesses diminuent très tôt (au bout de 2 à 5 jours) et de plus en plus jusqu'à devenir nulles (fig. 24 et 25), le premier rameau plagiotrope sur la plante intacte étant très vite soumis aux corrélations inhibitrices provenant des portions sus-jacentes du végétal.

Comparons, maintenant, ces vitesses dans les lots 1 des séries non effeuillées et effeuillées lorsque les dimensions des feuilles enlevées sont comprises entre 0,5 et 1 mm, ou entre 2,5 et 3,9 mm. Nous remarquons que leur vitesse d'initiation foliaire est la même pendant une dizaine de jours environ (fig. 24 et 25). Quant à la vitesse de croissance longitudinale du rameau, elle diverge dès le début des effeuillages ou peu après.

L'effet des ablations se marque donc très vite sur la vitesse de croissance, tandis qu'il se fait sentir plus tardivement sur celle d'initiation foliaire.

Cette remarque faite, il faut signaler que les résultats ultérieurs varient en fonction des stades de développement auxquels les feuilles ont été supprimées.

En effet, lorsqu'on supprime des feuilles dont la longueur moyenne est comprise entre 0,5 et 1 mm, l'effet des ablations entraîne, ensuite, une diminution très rapide des vitesses de croissance et d'initiation foliaire qui deviennent pratiquement nulles, à peu près en même temps, au bout de 15 jours environ (fig. 24). Lorsqu'on arrête l'effeuillage au bout de 17 jours, après avoir enlevé 18,07 feuilles en moyenne sur chaque rameau, la majorité d'entre eux ne reprennent pas leur croissance et finissent par mourir; toutefois quelques-uns, après un temps d'arrêt, initient à nouveau des feuilles (7 à 14) puis leur apex se termine en une fleur femelle (fig. 26) ou par une structure intermédiaire entre les constructions plagiotrope et florale (fig. 27).

Sur certains individus du lot 1 où l'effeuillage du premier rameau plagiotrope a été arrêté au bout de 10 jours, après que 13,1 feuilles, en moyenne, ont été enlevées, on observe que les rameaux continuent leur croissance de façon « indéfinie » sur le mode plagiotrope comme ceux du lot 1 de la série non effeuillée. Par conséquent, l'action déterminée par l'ablation d'un petit nombre de feuilles (4,94) supplémentaires est suffisante pour que le développement des rameaux plagiotropes soit à peu près complètement stoppé.

Dans l'expérience relatée, ci-dessus, et qui s'est déroulée en jours longs (juin-juillet), nous venons de voir qu'après ablation de 13,1 feuilles en moyenne, on n'a noté aucun cas de floraison terminale, ni aucun arrêt par mort de l'apex. Or, dans une expérience du même type mais réalisée en hiver (novembre-décembre) l'ablation de 5 feuilles seulement a suffi pour provoquer la transformation de quelques apex en fleur et l'arrêt de quelques autres pour une longueur voisine de celle qu'ils auraient eue sur la plante intacte. Ce deuxième

résultat qui paraît aller à l'encontre du précédent, est dû au fait que ces expériences n'ont pas été pratiquées dans les mêmes conditions saisonnières. En effet, on a pu constater que, sur des rameaux plagiotropes non effeuillés de rang 1, soustraits à l'influence du sommet de la plante, la transformation de l'apex en une fleur ou la mortification du méristème apical, n'ont été observées qu'en jours courts, le deuxième phénomène pour un stade de développement voisin de celui que ces rameaux auraient eu sur la plante intacte, le premier après un développement beaucoup plus important.

Fig. 26.

Fig. 27.

Fig. 26. — Transformation de l'apex du premier rameau plagiotrope de *P. amarus* [Raviart] en une fleur femelle (lot 1 de la série effeuillée). Ce rameau, après avoir subi une ablation de 20 feuilles (au stade de 0,5 à 1 mm), a marqué un temps d'arrêt, puis, a encore initié 7 feuilles modifiées dans leur forme et leur texture avant de se terminer en une fleur.

Fig. 27. — Structure intermédiaire entre la construction plagiotrope et florale observée à l'extrémité d'un rameau plagiotrope de rang 1 de *P. amarus* [Raviart] (lot 1 de la série effeuillée) après ablation de feuilles de longueur comprise entre 0,5 et 1 mm.

Remarquer la tendance à la construction florale qui se traduit dans la forme des feuilles et leur disposition souvent verticillée.

Quoi qu'il en soit, sur ces rameaux plagiotropes de rang 1, il convient de souligner deux aspects nouveaux du comportement de leur

méristème terminal plagiotrope en réponse à l'ablation des feuilles de 0,5 à 1 mm : soit l'arrêt pur et simple de son fonctionnement, soit sa transformation en une fleur. Cette dernière réaction, ainsi que les quelques intermédiaires morphologiques rencontrés entre l'apex plagiotrope et floral, ne sont pas sans rappeler les divers comportements observés à l'apex des sept premiers rameaux plagiotropes de *P. odontadenius* 56 et dont nous avons déjà essayé d'analyser le déterminisme. Il est intéressant de remarquer, à ce sujet, que s'il y a effectivement une propension à fleurir du méristème du premier rameau plagiotrope de *P. amarus*, la manifestation de celle-ci se trouve plus fortement contrariée que chez *P. odontadenius* 56. En effet, chez *P. amarus*, pour qu'on puisse observer cette particularité, il faut, non seulement enlever les portions supérieures du végétal, mais il est nécessaire aussi de supprimer les jeunes feuilles.

Examinons, maintenant, les conséquences de l'ablation de feuilles ayant atteint une longueur comprise entre 2,5 et 3,9 mm. Dans ce cas, même si l'effeuillage est pratiqué pendant longtemps (53 jours), le développement des rameaux n'en est pas arrêté pour autant. On ralentit seulement leur rythme d'initiation foliaire et de croissance. Cependant, ce ralentissement augmente avec le nombre de feuilles enlevées (fig. 25). Il persiste longtemps après la cessation des ablations. En outre, ces effeuillages, contrairement aux précédents, n'amènent ni mortification de l'apex, ni transformation de ce dernier en une fleur.

Donc, tout se passe comme si les jeunes feuilles au maximum jusqu'à 2,5 mm étaient suffisantes pour alimenter un fonctionnement quasi normal du méristème plagiotrope qui les a produites. D'autre part, rien n'indique au contraire que ces organes, dans les conditions normales, exercent un mécanisme comparable à une rétro-inhibition sur le fonctionnement organogène du méristème plagiotrope qui les a initiés.

Enfin, reste à signaler que, sur ce même rameau, les ablations de feuilles de longueur comprise entre 5,50 et 7,50 mm donnent des résultats très voisins de ceux indiqués ci-dessus pour les ablations de feuilles de 2,5 à 3,9 mm. En effet, même réalisés pendant longtemps, ces effeuillages ne changent pas le devenir des rameaux qui continuent à croître toujours sur le même thème de différenciation. Ils ralentissent seulement les vitesses de croissance et d'initiation foliaire mais de façon moins nette que lorsqu'on enlève des feuilles de 2,5 à 3,9 mm.

Autrement dit, la suppression de jeunes feuilles sur le premier rameau plagiotrope ralentit très fortement la vitesse d'organogenèse de ce rameau; ensuite, à mesure que la longueur des feuilles enlevées augmente, ce ralentissement est de moins en moins marqué et n'existe plus quand les feuilles supprimées ont atteint leur complet développement.

Ces résultats sont curieux. En effet, ils présentent de grandes différences, voire même sont en contradiction totale avec ceux déjà notés,

en particulier chez *P. debilis,* après ablation des feuilles de l'axe orthotrope. Mais il ne faut pas oublier qu'ici le récepteur est le méristème du rameau plagiotrope, alors que c'était le méristème orthotrope lors de l'ablation des feuilles de l'axe principal. Or, nous avons déjà souligné les différences existant entre ces deux méristèmes, portant aussi bien sur la nature de leurs productions latérales que sur leur rythme respectif d'organogenèse.

Certes, les résultats dissemblables obtenus, après ablation des feuilles de l'axe orthotrope et après ablation de celles de l'axe plagiotrope, pourraient être imputés à ce que ces deux catégories de feuilles seraient différentes, sous certains rapports, et joueraient, de ce fait, des rôles distincts. Mais, nous pensons plutôt que le méristème terminal plagiotrope, étant dans un état de différenciation, donc de fonctionnement de l'information génétique, différent de celui du méristème orthotrope, ne répond pas de la même façon à des messages pourtant identiques.

*b) Action des feuilles du premier rameau plagiotrope sur les productions axillaires de ce rameau.* α) Réactions sur la floraison axillaire. — Nous allons comparer, sur les lots 1 des séries effeuillées et non effeuillées, les résultats de l'ablation de feuilles, à divers stades de leur ontogenèse (de longueur moyenne comprise entre 0,5 et 1 mm, 2,5 et 3,9 mm, 5,5 et 7,50 mm), sur l'installation de la floraison axillaire du premier rameau plagiotrope.

Dans le cas où les feuilles sont enlevées lorsqu'elles ont atteint une longueur moyenne comprise entre 0,5 et 1 mm, la première fleur ou inflorescence apparaît, en moyenne, à l'aisselle $12,58 \pm 0,20$ de ce rameau (fig. 28 et 29).

Après ablation de feuilles de longueur moyenne intermédiaire entre 2,5 et 3,9 mm, on constate la présence de fleurs en moyenne à l'aisselle $18,39 \pm 0,31$ (fig. 28 et 30).

Ces expériences ayant été faites en même temps et dans les mêmes conditions écologiques (été), on doit donc considérer qu'une conséquence de la diversité de taille des feuilles enlevées se traduit par les différences observées dans l'apparition de la floraison axillaire sur le rameau. Le retard observé dans ce phénomène, à la suite de l'ablation des feuilles de 2,5 à 3,9 mm, doit donc être interprété comme étant la résultante de l'action des feuilles, lors de la phase de leur ontogenèse qui les mène d'une longueur comprise entre 0,5 et 1 mm à une longueur comprise entre 2,5 et 3,9 mm.

Dans les expériences que nous venons de relater, les ablations ont été poursuivies après l'apparition de la première fleur ou inflorescence. Dans une autre, réalisée dans des conditions écologiques voisines (mars-avril), où nous avons supprimé des feuilles de longueur moyenne comprise entre 5,5 et 7,5 mm, nous avons arrêté les interventions à la 38e feuille, alors que, sur 6 rameaux, aucune aisselle n'était encore fleurie. Quand la première structure florale a été présente sur tous les rameaux, nous avons constaté qu'elle survenait en moyenne à

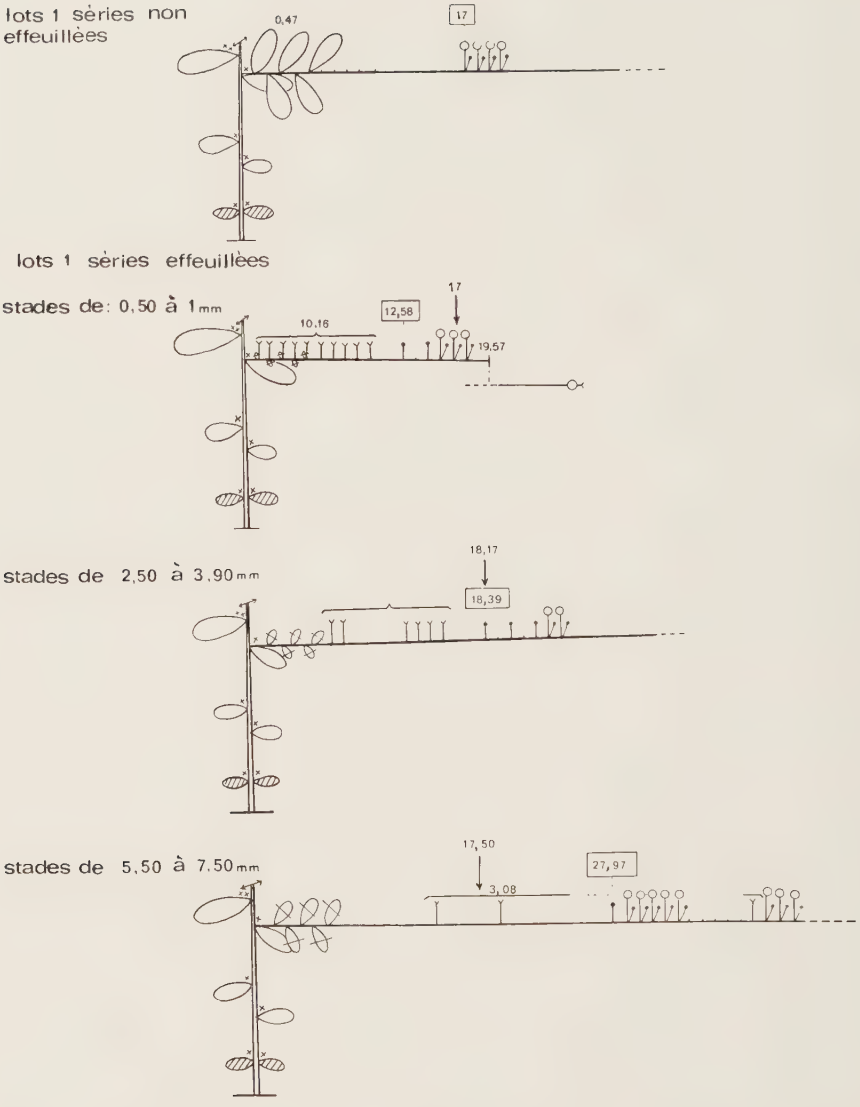



FIG. 28. — *P. amarus* [Raviart]. Schématisation des résultats obtenus dans les lots 1 des séries effeuillées et non effeuillées des trois principales expériences d'ablation de feuilles sur le premier rameau plagiotrope, différant par le stade de développement des feuilles enlevées.

Sur le premier schéma, nous avons indiqué la moyenne des résultats observés sur les lots 1 dans les trois séries non effeuillées; les trois autres représentent, respectivement, chacun des lots 1 des trois séries effeuillées.

Dans la portion proximale, nous avons noté le nombre moyen d'émissions latérales végétatives par rameau (Y) :

— le nombre encadré correspond au niveau moyen d'apparition de la première fleur ou inflorescence ( $\overset{\bullet}{|}$ , $\overset{\circ}{|}_{\bullet}$ );

— le nombre situé au-dessus de la flèche (↓) indique, pour chaque lot 1 des séries effeuillées, le niveau d'apparition de la première fleur sur le lot 1 correspondant de la série non effeuillée.

— enfin, dans l'expérience d'ablation de feuilles de 0,5 à 1 mm, 19,57 désigne le nombre moyen de feuilles initiées par les rameaux qui, après 17 jours d'effeuillage, arrêtent leur développement. La transformation de l'apex en une fleur chez quelques-uns d'entre eux est aussi signalée (—○).

l'aisselle 27,97 ± 1,28 (fig. 28 et 31). Le niveau d'apparition de la floraison axillaire est, dans cette expérience, plus étalé que dans les précédentes. En tout cas, on peut dire que le retard moyen de 9,58 aisselles dans la mise à fleurs du premier rameau plagiotrope, par rapport à l'expérience précédente, est dû à l'action des feuilles au cours de la portion de leur développement comprise entre 2,5-3,9 mm et 5,5-7,5 mm.

Il ressort de ces informations expérimentales que les feuilles du rameau plagiotrope exercent une action inhibitrice sur l'installation de la floraison axillaire de l'axe qui les porte, action inhibitrice croissant, d'ailleurs, au cours de leur ontogenèse jusqu'au moment où elles ont atteint une longueur de 7 à 8 mm au minimum. Est-ce leur seul rôle sur les phénomènes de floraison axillaire ? Nous ne le pensons pas. Il suffit pour s'en convaincre de comparer les divers niveaux d'apparition de la floraison obtenus suivant les différents modes d'effeuillages pratiqués avec celui noté sur les rameaux plagiotropes ayant été isolés d'une manière identique dans le lot 1 de la série non effeuillée. Dans ce lot, en effet, ce niveau a été à peu près le même pour les trois expériences relatées ci-dessus, qui ont été faites dans des condtions écologiques comparables (aisselles 17 ± 0,22 en moyenne pour la première, 17,50 ± 0,39 pour la troisième et 18,17 ± 0,22 pour la deuxième).

Sur ces rameaux, quand la première fleur apparaît, la feuille qui l'abrite mesure 250 μ environ, ce qui montre que la fleur est initiée presque en même temps que la feuille. A ce moment là, les rameaux sont pourvus de feuilles de dimensions diverses (3 de 0,25 à 1 mm, 2 de 1 à 3 mm, 1 à 2 de 3 à 6 mm, 2 à 3 de 6 à 12 mm, 7 à 9 complètement étalées) (1). Ils ont donc subi l'action de ces feuilles aux diverses étapes de développement précédant celle où elles sont parvenues. En particulier, l'intervention de toutes ces feuilles s'est produite à certains stades de leur ontogenèse, où nous avons vu qu'elles étaient inhibitrices du phénomène floral.

Rappelons qu'après l'ablation des feuilles de 5,5 à 7,5 mm, la floraison est apparue à l'aisselle 27,92 en moyenne. Par suite, si les feuilles, tout au cours de leur ontogenèse, avaient un rôle inhibiteur, la floraison devrait être encore plus retardée sur les rameaux plagiotropes non effeuillés. Or, il n'en est rien puisqu'elle débute à l'aisselle 17,50 en moyenne.

Donc, pour comprendre le comportement du rameau plagiotrope non effeuillé, vis-à-vis de ce phénomène, on est obligé d'admettre qu'à partir d'un certain stade de leur développement, les feuilles deviennent activatrices de la floraison.

Pour compléter l'étude de l'action des feuilles sur l'installation de ce phénomène, il nous semble intéressant de faire état d'une dernière

(1) Mentionnons que dans les conditions où se sont déroulées nos expériences, la feuille complètement étalée sur le premier rameau plagiotrope mesure en moyenne 13,5 mm, à l'exception, toutefois, des 2 à 3 premières qui sont de dimensions légèrement inférieures.

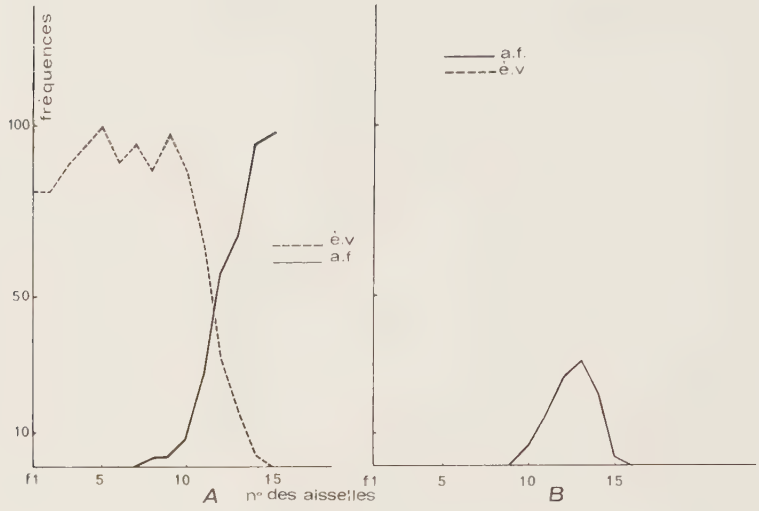



Fig. 29. — *A*. Répartition des émissions latérales végétatives et des fleurs, aux différentes aisselles du premier rameau plagiotrope de *P. amarus* [Raviart], dans le lot 1 de la série effeuillée (expérience d'ablation de feuilles de longueur comprise entre 0,5 et 1 mm).

*é. v.*, émissions latérales végétatives; *a. f.*, aisselles florales.

*B*. Courbe traduisant la fréquence d'apparition de la première fleur ou inflorescence sur les rameaux de ce même lot.

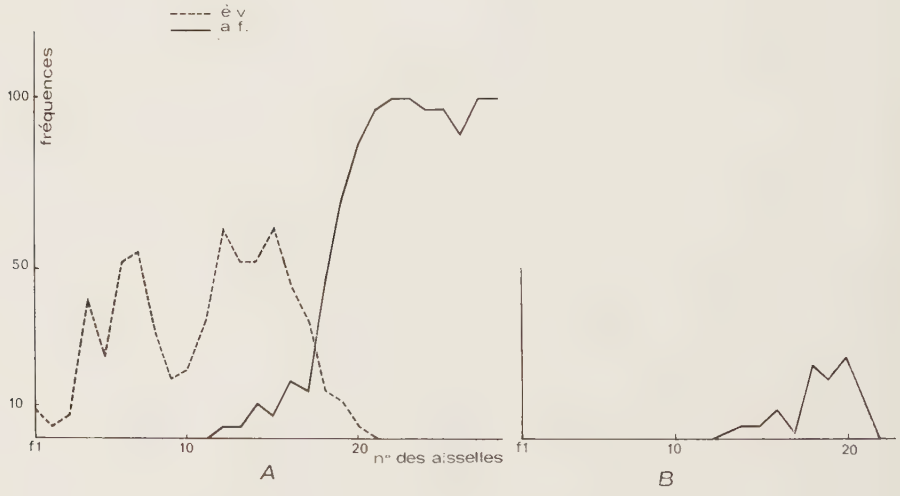



Fig. 30. — *A*. Répartition des émissions latérales végétatives et des fleurs, aux différentes aisselles du premier rameau plagiotrope de *P. amarus* [Raviart], dans le lot 1 de la série effeuillée (expérience d'ablation de feuilles de longueur comprise entre 2,5 et 3,9 mm).

*é. v.*, émissions latérales végétatives; *a. f.*, aisselles florales.

*B*. Courbe traduisant la fréquence d'apparition de la première fleur ou inflorescence sur les rameaux de ce même lot.

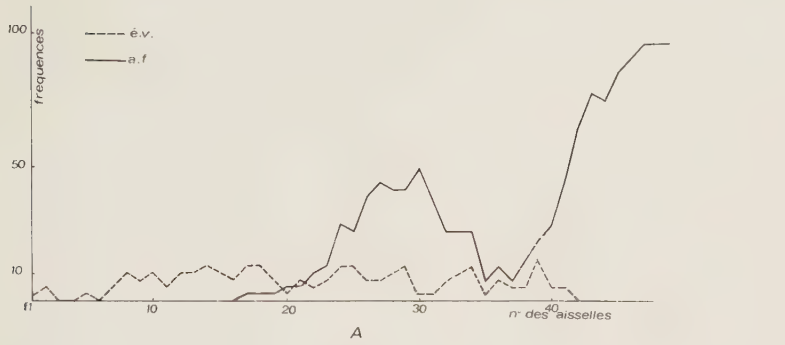



Fig. 31.

*A*. Répartition des émissions latérales végétatives et des fleurs, aux différentes aisselles du premier rameau plagiotrope de *P. amarus* [Raviart], dans le lot 1 de la série effeuillée (expérience d'ablation de feuilles de longueur comprise entre 5,5 et 7,5 mm).

*é. v.*, émissions latérales végétatives; *a. f.*, aisselles florales.

*B*. Courbe traduisant la fréquence d'apparition de la première fleur ou inflorescence sur les rameaux de ce même lot.

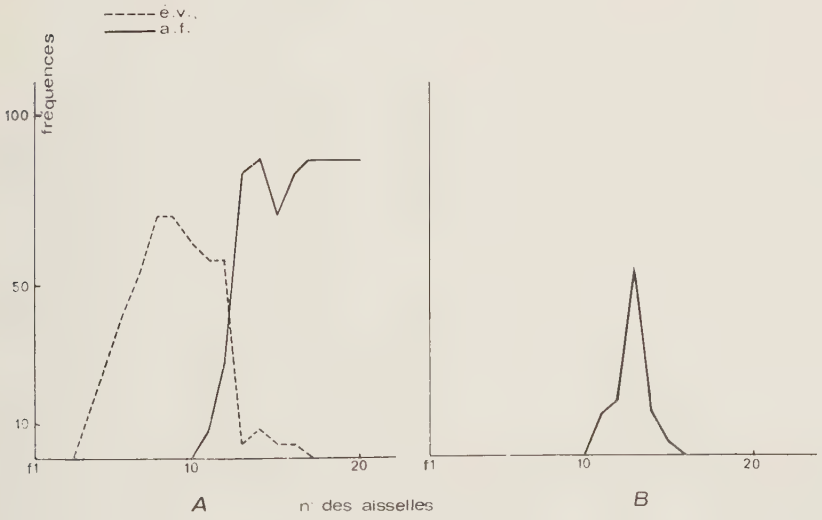



Fig. 32. — *A*. Répartition des émissions latérales végétatives et des fleurs, aux différentes aisselles du premier rameau plagiotrope de *P. amarus* [Raviart], dans le lot 1 de la série effeuillée (expérience d'ablation de feuilles de longueur comprise entre 3,9 et 2,5 mm, puis entre 2,5 et 0,5 mm).

*é. v.*, émissions latérales végétatives; *a. f.*, aisselles florales.

(Remarquer que, dans cette expérience, la floraison n'atteint pas 100 %, quelques rameaux ayant stoppé leur croissance avant de fleurir.)

*B*. Courbe traduisant la fréquence d'apparition de la première fleur ou inflorescence sur les rameaux de ce même lot.

expérience, réalisée en jours assez longs (avril-mai) mais où l'ablation des feuilles a été pratiquée un peu différemment. En effet, les 10 premières feuilles ont été éliminées alors qu'elles mesuraient entre 3,9 et 2,5 mm. A partir de la 11e, elles ont été enlevées à des dimensions inférieures comprises entre 2 et 0,5 mm. On constate alors que la floraison axillaire se manifeste en moyenne à partir de la feuille 12,79 ± 0,20 (fig. 32), c'est-à-dire qu'on obtient un résultat très voisin de celui déjà cité lorsqu'on enlève un grand nombre de feuilles de 0,5 à 1 mm et cela dès la base du rameau.

Cette dernière expérience apporte, nous semble-t-il, la démonstration évidente que le rôle joué par les feuilles varie en fonction de la place qu'elles occupent sur le rameau. Cette appréciation est d'ailleurs confirmée par le fait que l'on ne modifie pas l'apparition de la floraison axillaire sur le premier rameau plagiotrope, toujours isolé de la même façon, si on enlève, sur ce rameau, les 5 premières feuilles à des stades divers (de 0,5 à 1 mm, de 2,50 à 3,50 mm, de 5,50 à 7,50 mm).

Nous essaierons, plus loin, d'envisager les interprétations qui peuvent être faites sur la base des données expérimentales que nous venons d'indiquer.

β) **Réactions sur les productions végétatives.** — Après l'étude de l'influence des feuilles du premier rameau plagiotrope sur sa floraison axillaire, examinons, maintenant, le rôle de ces mêmes organes sur le développement des productions axillaires végétatives.

Si on laisse de côté les réponses se traduisant par la formation d'un petit cal axillaire (ces derniers, en général, occupant les aisselles dépourvues de bourgeons végétatifs ou floraux), on constate, dans certaines de nos expériences, une augmentation très sensible des émissions latérales végétatives dans la partie proximale non fleurie du premier rameau plagiotrope. Ainsi, en culture d'été, sur les rameaux plagiotropes des lots 1 des séries non effeuillées, il y a en a en moyenne 0,47 ± 0,14 par rameau (fig. 28) (c'est-à-dire, en gros, une pour deux individus), alors que la suppression de feuilles de longueur comprise entre 0,5 et 1 mm en amène 10,16 ± 0,26 sur le lot 1 correspondant (fig. 28 et 29). L'ablation des organes foliaires ayant atteint 2,5 à 3,9 mm de longueur, fait passer ce nombre à 6,34 ± 0,66 (fig. 28 et 30). Cette augmentation du nombre de productions axillaires, obtenue par l'effeuillage, n'est pas liée à un accroissement du nombre des aisselles stériles de la zone proximale puisque dans le cas où on en obtient le plus, cette zone est la plus réduite (fig. 28).

Retenons de ces faits que la suppression des feuilles, à de tout jeunes stades, détermine une augmentation considérable des réactions axillaires végétatives. L'action des feuilles du rameau plagiotrope, durant cette période de leur ontogenèse, apparaît donc comme étant inhibitrice de la ramification secondaire de l'axe qui les porte. Notons aussi que les aisselles sont très vite conditionnées à ne pas fournir de réponse puisque l'ablation des feuilles aux stades compris entre 2,5 et

3,9 mm détermine l'apparition d'une quantité moyenne d'émissions latérales végétatives observées par rameau, déjà presque de moitié moins grande que lors de la suppression de feuilles ayant atteint 0,5 à 1 mm de longueur.

Ces observations peuvent être utilement complétées par les données obtenues dans une expérience analogue, réalisée dans des conditions écologiques voisines, après ablation de feuilles de longueur comprise entre 5,5 et 7,5 mm. En effet, le nombre des émissions latérales végétatives par rameau a encore baissé par rapport à l'expérience précédente (3,08 $\pm$ 0,35 au lieu de 6,34 $\pm$ 0,66) alors que celui des aisselles stériles a, par contre, nettement augmenté (fig. 28 et 31). Ceci tend à confirmer l'appréciation portée plus haut sur le rôle décroissant des feuilles, au cours de leur ontogenèse, vis-à-vis des possibilités de réactions axillaires végétatives.

Cependant, ces observations qui n'ont porté, jusqu'ici, que sur le nombre des productions axillaires végétatives (cals exclus) ne doivent pas nous cacher leur hétérogénéité. Rappelons que Roux (1968) a déjà mis en évidence, sur le premier rameau plagiotrope libéré de certaines corrélations d'inhibition, un gradient dans la nature des réactions axillaires à caractère végétatif plus ou moins accusé qui s'expriment alors sur ce rameau (cf. p. 164).

Dans la gamme de structures ainsi obtenues dans les lots 2 des séries effeuillées (où nous avons laissé se développer les émissions latérales végétatives), nous avons observé des changements, amenés par l'effeuillage pratiqué à certains stades (de 0,5 à 1 mm et de 2,5 à 3,9 mm), sur la qualité de ces émissions. Il faut indiquer que pour mettre en évidence ces changements, on n'a pas pu se limiter aux lots 2 des séries non effeuillées car leurs rameaux portaient un trop petit nombre de ces émissions. Nous avons donc choisi des rameaux plagiotropes non effeuillés, mis en expérience dans des conditions écologiques analogues (jours longs) mais à un stade plus avancé de leur développement (3 feuilles étalées), sachant qu'en opérant de cette façon, on obtient des réponses axillaires végétatives en nombre plus important mais qu'on ne modifie pas la nature de ces dernières.

Ainsi, dans tous les cas où la production de réponses axillaires n'est pas liée à un effeuillage du rameau plagiotrope, on observe, souvent, des émissions orthotropes totalement dépourvues de feuilles assimilatrices; quand elles en possèdent, elles sont généralement précédées de deux préfeuilles écailleuses. A l'inverse, sur les rameaux plagiotropes effeuillés aux stades de 0,5 à 1 mm, les émissions orthotropes franches sont toujours pourvues de feuilles assimilatrices succédant, dans la majorité des cas, à une seule préfeuille écailleuse. Ces phénomènes se retrouvent encore, bien que moins accentués, lorsqu'on supprime les feuilles aux stades de 2,5 à 3,9 mm. En effet, dans ce cas, il existe quelques émissions orthotropes ne présentant pas de feuilles assimilatrices et, chez celles qui en portent, elles sont souvent précédées de deux feuilles écailleuses (tableau III).

Tableau III. — Sur le premier rameau plagiotrope libéré de certaines corrélations, comparaison de la qualité des émissions orthotropes typiques apparaissant sur ce rameau non effeuillé, ou privé de ses feuilles à des stades relativement précoces de leur développement.

| Nature de l'appareil foliaire de ces émissions | RP1 non effeuillé | RP1 privé de ses feuilles aux stades de 2,5 à 3,9 mm | RP1 privé de ses feuilles aux stades de 0,5 à 1 mm |
|---|---|---|---|
| 1 f. éc. + f. a. (1 à 4) + f. éc. | 3 (1,90 %) | 27 (30,34 %) | 77 (82,79 %) |
| 2 f. éc. + f. a. (1 à 3) + f. éc. | 74 (46,83 %) | 49 (55,05 %) | 14 (15,05 %) |
| 3 f. éc. + f. a. (1 à 3) + f. éc. | 2 (1,26 %) | 3 (3,37 %) | 1 (1,07 %) |
| 4 f. éc. + 2 f. a. + f. éc. | | 1 (1,12 %) | |
| 5 f. éc. + 1 f. a. + f. éc. | | | 1 (1,07 %) |
| f. éc. seulement | 79 (50 %) | 9 (10,11 %) | |
| Total des émissions observées. | 158 | 89 | 93 |

f. éc. : feuilles écailleuses; f. a. : feuilles assimilatrices.

Ainsi, sur le premier rameau plagiotrope, l'ablation de feuilles à des stades relativement peu avancés, permet d'obtenir le développement, sur ce rameau, de ramifications orthotropes secondaires qui présentent beaucoup de traits communs avec la jeune plante issue de la graine.

*c) **Récapitulation des résultats et interprétation.*** — Après l'exposé de l'expérimentation qui avait pour but de tenter l'analyse du rôle des feuilles de l'axe plagiotrope sur le comportement axillaire et apical de cet axe, il convient, sans doute, d'aborder une synthèse des résultats obtenus.

Nous avons montré, d'abord, que ces feuilles jouaient, manifestement, un rôle sur le méristème terminal plagiotrope puisque leur ablation :

— ralentit, plus ou moins fortement, le rythme du fonctionnement de ce méristème (à l'exclusion, toutefois, des feuilles complètement étalées qui n'ont plus d'action).

— et favorise sa transformation en une fleur.

De cette constatation, une deuxième découle : si réellement les feuilles ont une action sur le méristème terminal, on peut penser que la diversité des réactions axillaires obtenues, tant du point de vue végétatif que floral, suivant les traitements effectués, provient indirectement des modifications que le méristème plagiotrope a subies par suite de ces ablations. De ce fait, ses propriétés organisatrices varient et se traduisent alors différemment sur les méristèmes latéraux qu'il édifie.

Il semble que les feuilles du rameau plagiotrope soient capables d'exercer aussi une action plus localisée et ceci ressort des résultats obtenus concernant le nombre des émissions latérales végétatives après

ablation des feuilles à divers stades de leur développement. En effet, nous avons pu remarquer que, après suppression des feuilles de 5,5 à 7,5 mm, ce nombre est peu différent de celui observé sur les rameaux correspondants non effeuillés. Rappelons, à ce sujet, une remarque intéressante déjà formulée, à savoir que l'action de ces feuilles n'est pas la même suivant l'état de différenciation du méristème récepteur. En effet, nous avons pu observer que les cinq premières feuilles du rameau plagiotrope de rang 1, enlevées à divers stades, ne changent pas le niveau d'apparition de la floraison axillaire. Par contre, sous l'effet de l'ablation de trois feuilles seulement, de longueur comprise entre 1 et 2 mm, situées de l'aisselle 11 à l'aisselle 13, ce niveau varie.

Ces résultats soulignent le rôle inhibiteur global des feuilles à cette étape du développement de la plante. Cette inhibition contribue à la perte de l'effet maternel qui a été déjà mis en évidence. Ainsi, par ablation de jeunes feuilles, pratiquée pendant un temps plus ou moins long, on arrive, dans un certain nombre de cas, à transformer l'apex du rameau plagiotrope en fleur et, de même, on provoque, à la base de ce rameau, l'apparition de structures orthotropes très comparables à celles de la jeune plante issue de graine.

### *3° Action des rameaux plagiotropes.*

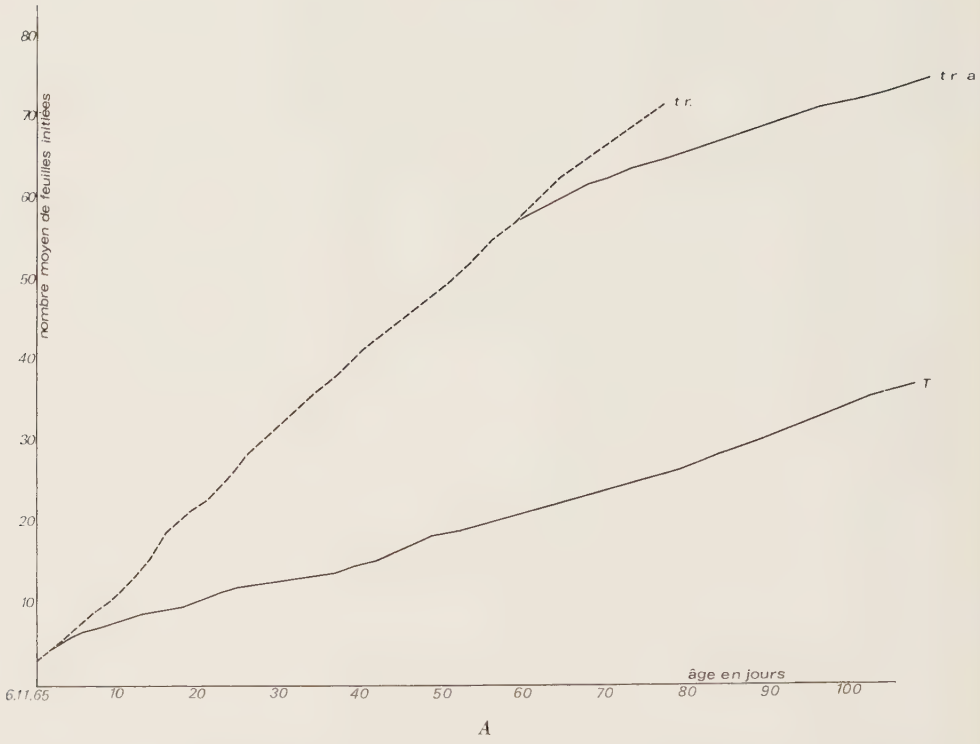
Il s'agit, maintenant, de déterminer à quoi conduit l'ablation de rameaux plagiotropes à divers stades de leur développement.

Notre expérimentation a été conduite de façon à mettre en évidence, si possible, des effets se faisant respectivement sentir dans un sens acropète et basipète.

*a) **Les effets en direction acropète.*** — α) **Sur le fonctionnement de l'axe orthotrope principal.** — Dans une publication antérieure (Bancilhon, 1966), nous avons montré que, sur des individus de *P. distichus*, pris aux premières étapes après la germination, la suppression régulière de toutes les ébauches plagiotropes et orthotropes à des stades ontogéniques très précoces (de 0 à 160 μ, en général) détermine des modifications importantes dans le fonctionnement du méristème apical de l'axe principal orthotrope. Le rythme organogène de celui-ci devient, alors, de deux à trois fois plus rapide (fig. 33 *A*).

Signalons, dès maintenant, que les bourgeons orthotropes axillaires ne jouent pas de rôle appréciable dans cette accélération qui est donc bien due à l'ablation des jeunes ébauches de rameaux plagiotropes. Remarquons que ce rythme accru se maintient avec une vitesse constante même lorsque les ablations sont poursuivies pendant près de trois mois. Lorsqu'on les arrête, au bout de 59 jours sur une partie des individus, on note progressivement un retour à la vitesse d'initiation foliaire de l'axe orthotrope des plantes témoins intactes (fig. 33 *A*).

Dans d'autres expériences du même type, réalisées toujours chez *P. distichus*, on a supprimé les rameaux plagiotropes à des stades plus




*A*

Fig. 33. — Graphiques indiquant le nombre moyen de feuilles initiées en fonction du temps par le méristème caulinaire orthotrope principal chez *P. distichus* :
— sur un lot de plantes intactes : *T* ;
— sur un lot de plantes où les ébauches axillaires plagiotropes et orthotropes ont été supprimées régulièrement à différents stades de leur développement : *tr.*

*A.* Ebauches plagiotropes supprimées pour des longueurs comprises entre 0 et 160 µ.

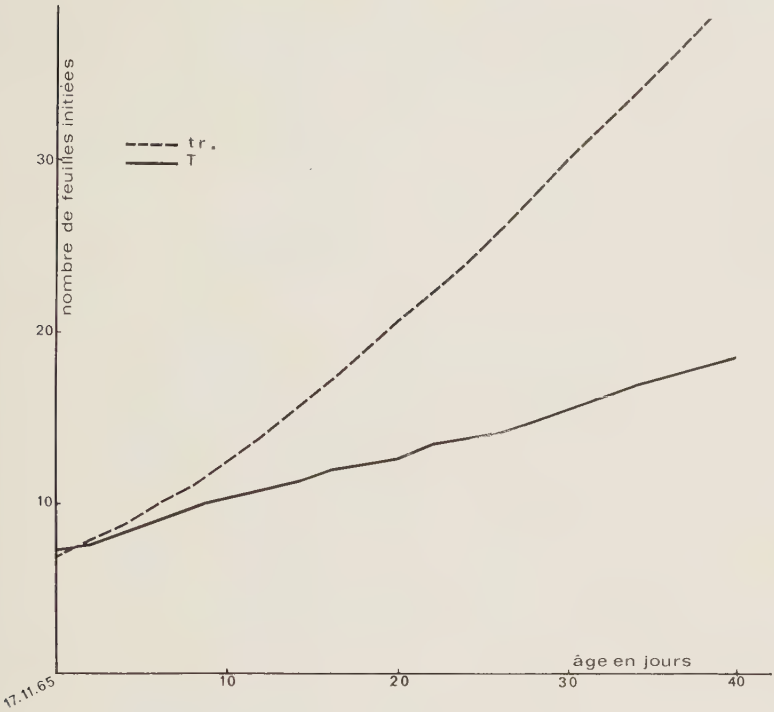
*B.* Ebauches plagiotropes enlevées aux stades de 300 à 500 µ.

*C.* Ablation des ébauches plagiotropes lorsqu'elles mesurent de 2,5 à 9 mm et comptent 4 à 9 feuilles initiées.

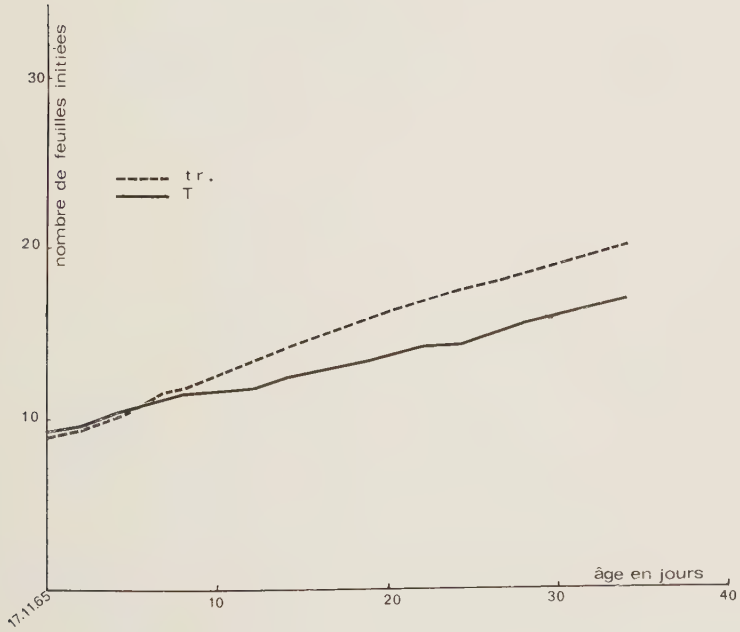
En *A*, nous avons indiqué aussi le rythme d'organogenèse de ce même axe après arrêt des ablations, au bout de 59 jours, sur une partie des individus : *tr. a.*

avancés de leur développement. On a ainsi mis en évidence que l'ablation de jeunes rameaux plagiotropes, de longueur comprise entre 300 et 500 µ, ou bien entre 2,5 et 9 mm, entraîne, dans le premier cas, sur l'axe orthotrope des individus traumatisés, une vitesse d'initiation foliaire au maximum deux fois plus importante que celle de l'axe orthotrope des plantes normales (fig. 33 *B*) et seulement une légère augmentation de cette vitesse dans le deuxième cas (fig. 33 *C*). Enfin, quand les rameaux sont supprimés, presque au terme de leur développement, le rythme d'organogenèse est le même sur l'axe orthotrope des plantes intactes et des plantes traumatisées.

Des expériences analogues pratiquées chez *P. amarus* ont conduit à


nombre de feuilles initiées
tr.
T
30
20
10
17.11.65
10
20
30
40
âge en jours

*B*


nombre de feuilles initiées
tr.
T
30
20
10
17.11.65
10
20
30
40
âge en jours

*C*

des résultats du même type. Rappelons que, chez cette espèce, en particulier, nous avons déjà mentionné que le rythme de production de feuilles est plus de deux fois plus rapide chez le plagiotrope que chez l'orthotrope. Or, nous venons de montrer que, par levée de certaines corrélations (ablation d'ébauches de rameaux plagiotropes), on peut augmenter sérieusement la vitesse d'organogenèse sur l'axe orthotrope principal qui tend, alors, à se rapprocher de celle de l'axe plagiotrope isolé des portions du végétal situées au-dessus de lui. Peut-être, cette vitesse correspond-elle à une vitesse maximum de l'espèce qui ne peut pas être dépassée.

Un autre fait expérimental vient corroborer cette interprétation. En effet, nous avons vu que, chez *P. debilis*, la suppression, sur l'axe principal orthotrope, des feuilles assimilatrices peu avancées dans leur développement, augmente aussi le rythme d'organogenèse de cet axe (première partie de la courbe du lot 1, fig. 18, correspondant au moment où on n'enlève que les feuilles, les rameaux plagiotropes n'étant pas encore apparus). Il en est de même si on supprime les jeunes rameaux plagiotropes (fig. 18, lot 2). Si, maintenant, on pratique sur les mêmes individus, les deux types d'ablations, la vitesse d'initiation foliaire sur l'axe principal n'augmente pas davantage (fig. 18, lot 1 dans la deuxième partie de la courbe) que si on enlève les feuilles seules ou les rameaux plagiotropes seuls. C'est donc bien que, chez *P. debilis*, la vitesse maximum d'organogenèse avait été déjà atteinte en enlevant uniquement les feuilles.

Mais les rameaux plagiotropes, dans les conditions normales, n'exercent pas seulement, et cela, surtout à leurs jeunes stades, une action inhibitrice sur le rythme de fonctionnement du méristème terminal orthotrope. Ils jouent aussi un rôle dans la conservation des propriétés organisatrices de ce méristème. En effet, nous avons constaté, chez plusieurs espèces (*P. distichus*, *P. amarus*, *P. debilis*), que l'ablation de rameaux plagiotropes, principalement à des stades précoces, détermine la production de quelques feuilles assimilatrices sur l'axe principal. De plus, chez *P. distichus*, on a même observé une réversion à l'orthotropie d'un premier rameau plagiotrope formé après l'arrêt de ces ablations régulières qui avaient pourtant duré 77 jours.

Il est bon de rapprocher cet ensemble de résultats de ceux, identiques, obtenus chez *P. debilis*, en supprimant les feuilles assimilatrices de l'axe orthotrope principal. Cette concordance dans les effets, permet de penser que les rameaux plagiotropes exercent ces actions par leurs feuilles assimilatrices et non par leur méristème.

Reste à signaler que, dans ces expériences d'ablations de rameaux plagiotropes, les entre-nœuds se raccourcissent très vite et deviennent presque inexistants. On obtient alors des plantes de taille réduite et très peu vigoureuses (fig. 34). Ce manque de vigueur, encore plus accentué que celui noté chez *P. debilis*, après ablation régulière des feuilles chlorophylliennes de l'axe principal, n'empêche pas, bien au contraire, la production de rameaux plagiotropes sur ces individus.

Cela corrobore bien l'opinion, déjà émise, que, chez *P. debilis*, les résultats observés n'étaient pas dus à la carence de vigueur des plantes traumatisées.

β) **Sur les bourgeons orthotropes secondaires.** — Mais l'enlèvement des rameaux plagiotropes n'a pas uniquement des effets sur le méristème terminal orthotrope; il se traduit aussi sur les bourgeons orthotropes secondaires (cela a été observé, en particulier, chez *P. amarus* et *P. distichus*). Comme on le sait, à chacune des aisselles de l'axe orthotrope où le bourgeon plagiotrope est présent, il est accompagné d'un

Fig. 34. — *P. distichus*. *A droite*, individu sur lequel a été pratiquée l'ablation régulière de rameaux plagiotropes aux stades de 0 à 160 μ pendant 77 jours. *A gauche*, individu normal de même âge (témoin).
Le cliché a été pris 10 jours après l'arrêt des interventions.

seul bourgeon orthotrope. Dans les conditions normales, ces bourgeons orthotropes ont un développement différé. Ce comportement est l'indication qu'ils sont soumis, au moins pendant un certain temps, à des corrélations d'inhibition. Cependant, on peut facilement obtenir leur croissance en coupant la partie du végétal située au-dessus d'eux, ce qui est l'indice de levées d'inhibition de type bien connu, classique, se faisant sentir en direction basipète et dont nous reparlerons plus loin.

Mais on a constaté aussi qu'après ablation d'un certain nombre de jeunes rameaux plagiotropes, on peut obtenir également le démarrage du bourgeon orthotrope secondaire, simplement par suppression du

rameau plagiotrope situé à la même aisselle que lui, mais au-dessous. Ce résultat rappelle les levées d'inhibition de bourgeons obtenues par suppression de la feuille qui les abrite et souligne un trait d'analogie supplémentaire entre le rameau plagiotrope et la feuille. Rappelons brièvement que l'inhibition exercée par la feuille sur son bourgeon axillaire a été observée pour la première fois par Goebel (1880); mais c'est Goebel (1908) et Dostal (1909) qui ont fait, à son sujet, les observations et expériences les plus suggestives. Enfin, signalons que, récemment, Champagnat (1965) a fait une mise au point détaillée sur les divers types de corrélations existant entre feuilles et bourgeons axillaires.

On peut, enfin, signaler que l'ablation d'un certain nombre de ramifications plagiotropes à des stades relativement précoces de leur développement, se fait sentir au-dessus de la zone où l'opération a été effectuée, c'est-à-dire au niveau d'aisselles où ces ramifications existent encore. Cette action acropète, bien qu'au premier abord surprenante, ne nous étonne pas, outre mesure, après la constatation que nous avons faite de l'activité inhibitrice des rameaux plagiotropes jeunes sur la vitesse d'organogenèse du méristème principal orthotrope. Il paraît normal que les méristèmes orthotropes secondaires, formés à faible distance du méristème orthotrope principal, subissent, dans une certaine mesure, des influences du même type que celles que nous avons décrites pour lui.

γ) **Sur la floraison des rameaux plagiotropes sus-jacents.** — L'expérience que nous allons maintenant relater a été réalisée chez *P. amarus* [Raviart], en hiver, sur des individus maintenus constamment sous enceinte individuelle en verre. Dans ces conditions, les plantes non traumatisées présentent, dans la partie proximale de leurs rameaux plagiotropes, et cela bien au-delà du 17e formé par le végétal, une zone dépourvue de fleurs axillaires s'étendant après la première aisselle qui, elle, comme déjà signalé, en produit toujours une à ces niveaux.

Sur 30 jeunes individus, pris dès qu'ils ont étalé leurs cotylédons, on a donc supprimé toutes les ébauches de bourgeons axillaires, plagiotropes et orthotropes, produites sur les flancs du méristème principal. La taille des bourgeons détruits a été, dans tous les cas, inférieure à 160 μ. Les ablations ont été poursuivies pendant 18 jours durant lesquels 14 à 19 ébauches de rameaux plagiotropes ont été enlevées par individu (16 en moyenne). On se rend compte, alors, que les premiers rameaux plagiotropes émis après l'arrêt des traumatismes sont entièrement fleuris dans leur portion basale alors qu'il existe encore, chez les rameaux plagiotropes correspondants des plantes témoins intactes, une courte zone végétative après le premier axillum toujours fertile (fig. 35). Cette différence de comportement, correspondant à une installation plus rapide de la floraison sur les individus traités, est bien la conséquence de l'ablation, à leurs tout premiers stades, des axes à développement immédiat plagiotropes. En effet, si on pratique seule-

ment l'ablation des bourgeons axillaires orthotropes latents, on n'obtient pas, alors, de modification de la floraison.

Une expérience similaire a été réalisée, chez *P. amarus,* population de Bouaké, mais en enlevant, et cela pendant un temps bien plus long, 92 jours, des rameaux plagiotropes à des stades de développement un peu plus avancés (alors qu'ils mesuraient 1,55 mm, en moyenne, jusqu'à

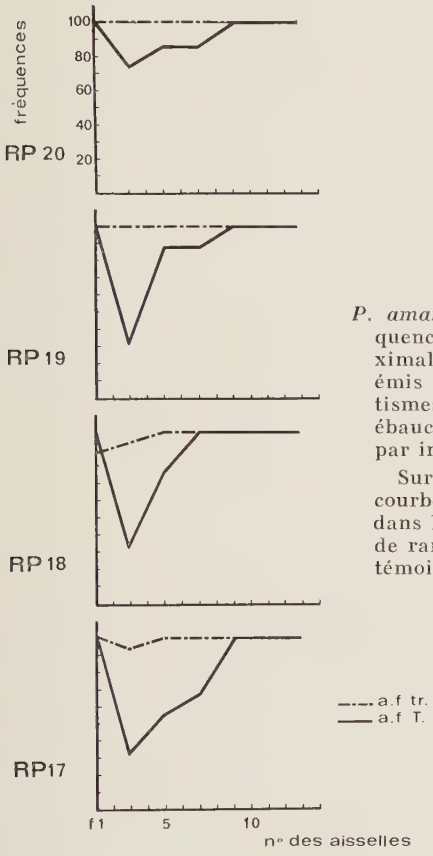



Fig. 35.

*P. amarus* [Raviart]. Représentation de la fréquence des aisselles florales dans la région proximale des 5 premiers rameaux plagiotropes émis après l'arrêt des traumatismes, traumatismes qui ont consisté en l'ablation de 16 ébauches de rameaux plagiotropes en moyenne par individu, aux stades de 0 à 160 μ *(a. f. tr.).*

Sur ce même graphique, on a tracé aussi la courbe indiquant le nombre d'aisselles fleuries dans la région basale des rameaux plagiotropes de rangs correspondants formés par les plantes témoins intactes *(a. f. T.).*

leur apex et comptaient 6 à 7 feuilles initiées). Cette manipulation a permis, en particulier, de noter la floraison se produisant à la base des premiers rameaux plagiotropes enlevés, visible, en effet, à ce stade d'évolution de ces axes. On peut donc ainsi comparer leur floraison avec celle de rameaux plagiotropes de rang correspondant sur les plantes témoins : ceci n'avait pas été possible dans l'expérience précédente où les axes plagiotropes étaient retirés à l'état de primordiums ou de jeunes ébauches, ce qui ne permettait pas d'observer leur état de floraison propre. On a pu ainsi montrer que, déjà, après l'ablation de deux rameaux plagiotropes, le pourcentage de rameaux de rang 3 ayant leur partie basale entièrement stérile est considérablement réduit

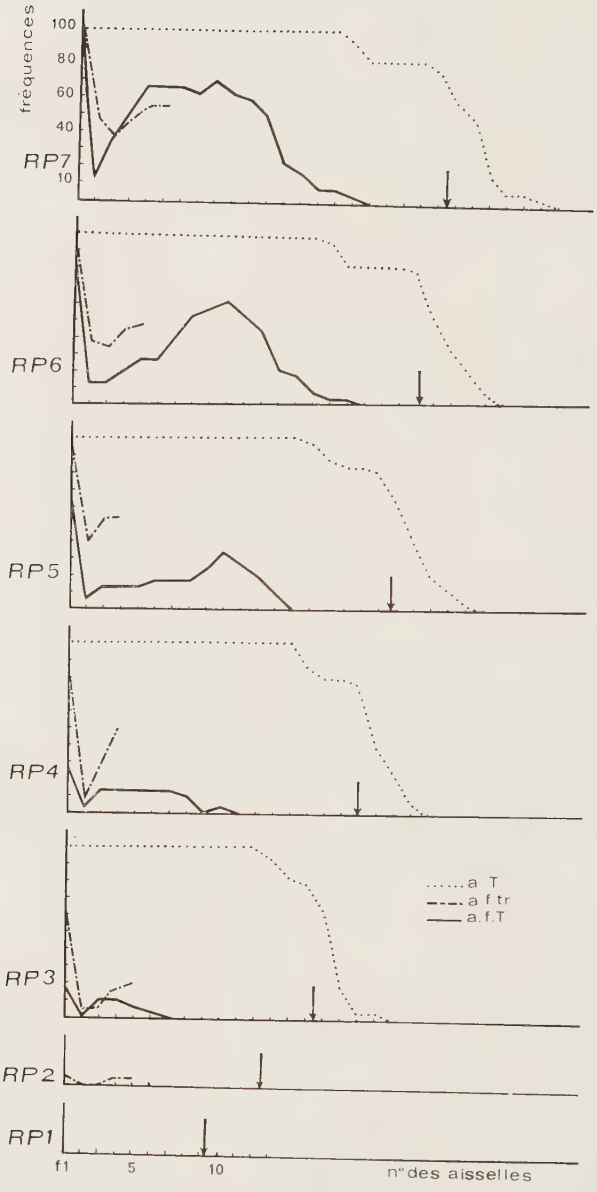



FIG. 36. — *P. amarus* (population originaire de Bouaké). Représentation de la fréquence des productions florales sur les 3 à 5 premières aisselles des 7 premiers rameaux plagiotropes formés par l'axe orthotrope principal et enlevés successivement lorsqu'ils mesurent en moyenne 1,55 mm de longueur jusqu'à leur apex *(a. f. tr.)*.

Sur ce même graphique, on a représenté aussi la fréquence des aisselles fleuries sur les 7 premiers rameaux plagiotropes de plantes témoins intactes cultivées dans les mêmes conditions *(a. f. T.)*. La flèche désigne, pour chacun de ces rameaux, le nombre moyen de feuilles initiées en fin de développement. La courbe en pointillé indique, pour chacun des rangs étudiés, le pourcentage d'arrêt des rameaux plagiotropes aux différentes aisselles *(a. T.)*.

(33,66 % au lieu de 83,33 % chez les témoins). Les rameaux plagiotropes suivants se comportent de façon analogue, de telle sorte que, chez les plantes traumatisées, à partir du 5e rang, il n'y a plus de rameaux qui soient entièrement stériles dans leur partie proximale; chez les témoins, il faut attendre le 6e et parfois même le 7e rang pour observer le même état de floraison (fig. 36). L'activation de la floraison ressort aussi de la comparaison des fréquences d'aisselles pourvues d'une fleur dans la zone proximale des premiers rameaux plagiotropes émis à la base de l'axe orthotrope principal. Dans cette portion, à l'exception de la première aisselle foliaire, toujours fleurie, aussi bien chez les témoins que chez les individus traumatisés, les aisselles suivantes présentent un pourcentage de floraison plus élevé chez ces derniers.

Ces deux expériences apportent la démonstration que l'enlèvement de rameaux plagiotropes, à des stades relativement précoces de leur développement, entraîne, chez *P. amarus*, une accélération des processus floraux sur les rameaux plagiotropes sus-jacents à ceux enlevés. Cette action est déjà sensible après l'ablation d'un tout petit nombre de ces axes.

Une autre investigation expérimentale a été réalisée chez 40 individus de *P. capillaris* ayant atteint un stade de développement avancé (pourvus de 13 à 18 rameaux plagiotropes étalés). On enlève en deux fois, à cinq jours d'intervalle, toutes les ébauches de rameaux plagiotropes de longueur inférieure à 4 à 5 mm, excepté les 2 à 3 derniers primordiums ou initiums, c'est-à-dire qu'on retire au total 8 à 14 rameaux plagiotropes. On observe, alors, sur les rameaux plagiotropes apparus après le traumatisme, donc situés dans une portion plus haute et, en particulier, sur ceux résultant de la croissance des primordiums et initiums laissés, des modifications dans les phénomènes floraux. En effet, par rapport à ceux des plantes témoins, sur ces axes, la zone pourvue d'aisselles mâles diminue au profit de celle qui suit, occupée par des aisselles hermaphrodites (fig. 37). Dans la morphogenèse normale, ce sont ces dernières qui apparaissent le plus tardivement. Nous constatons donc, dans ce cas, une influence des rameaux plagiotropes jeunes se traduisant dans la qualité des fleurs produites mais allant dans le sens de l'obtention d'un type de floraison constituant habituellement l'étape ultime de l'évolution de ces axes. On a donc, là encore, affaire, comme chez *P. amarus*, à une accélération des processus floraux due à l'ablation des jeunes rameaux plagiotropes. Ceux-ci, à certaines étapes du début de leur ontogenèse, apparaissent donc comme inhibiteurs du phénomène floral.

On pourrait penser que leur action s'exerce directement sur le comportement des aisselles de ceux qui sont situés au-dessus d'eux. Une autre interprétation nous semble mieux rendre compte de tous les résultats obtenus au cours de nos expériences. En effet, nous avons déjà appris que les rameaux plagiotropes, à leurs jeunes stades, exercent un effet direct sur le rythme d'activité organogène du méris-

tème terminal de l'axe principal, ralentissant sa vitesse d'initiation foliaire. Nous avons vu également que, concurremment, ils exerçaient un rôle sur l'activité organisatrice de ce même méristème puisque leur ablation amène, par exemple, l'apparition de feuilles chlorophylliennes sur l'axe principal. On peut donc raisonnablement penser que les changements, signalés ci-dessus, dans le comportement floral

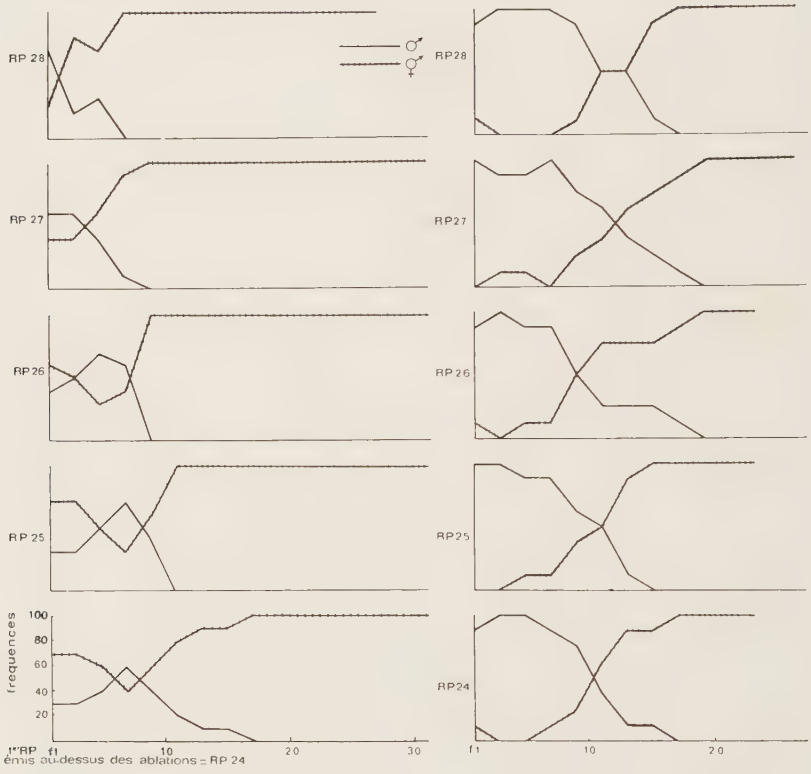



Fig. 37. — *P. capillaris* Schum et Thonn. Observation comparée de la fréquence des aisselles mâles (♂→) et hermaphrodites (♀→) sur les 5 premiers rameaux plagiotropes émis après l'arrêt des traumatismes (ablation de 8 à 14 ébauches de rameaux plagiotropes sur des individus déjà avancés dans leur développement) et sur les rameaux correspondants des plantes témoins intactes.

*A droite,* rameaux plagiotropes des plantes témoins intactes. *A gauche,* rameaux plagiotropes des plantes traumatisées.

axillaire des ramifications plagiotropes à la suite de l'ablation des rameaux plagiotropes sous-jacents, découlent essentiellement de modifications provoquées au niveau du méristème terminal orthotrope. Cette hypothèse permet, en particulier, de comprendre qu'après l'arrêt des ablations, les modifications de la floraison soient visibles sur un nombre important de rameaux plagiotropes développés postérieurement aux traumatismes. Ceci pourrait être lié au fait que, le méristème terminal

de l'axe principal ayant été perturbé, il ne retrouve pas tout de suite un type de fonctionnement conforme à celui existant chez les témoins au même stade.

*b) **Les effets en direction basipète.*** — Sur la plante entière, nous l'avons vu, les rameaux plagiotropes des *Phyllanthus* que nous avons étudiés ont une croissance limitée. Nous avons déjà signalé que la section des parties sus-jacentes à l'un de ces rameaux pouvait amener, au moins pour beaucoup d'entre eux, chez certaines espèces, *P. amarus* en particulier, une croissance « indéfinie » dans le système plagiotrope. De même détermine-t-on, par la même opération, le démarrage des bourgeons orthotropes latents proches de la section. Nous sommes là en présence d'une levée de corrélations d'inhibition de type classique s'exerçant en direction basipète.

Ce type d'inhibition existe dans la partie aérienne de beaucoup de plantes où, pour obtenir le développement de bourgeons latents, il suffit de sectionner l'axe au-dessus de leur point d'insertion. De nombreux travaux ont été réalisés à ce sujet. Champagnat (1961, 1965) en a fait la synthèse en y incluant aussi ceux effectués dans son laboratoire, sur ce même problème.

Chez beaucoup d'espèces, l'inhibition corrélative est surtout due aux jeunes feuilles du bourgeon terminal (Snow, 1929; Champagnat, 1965); chez *Gleditsia triacanthos,* par exemple, ces dernières interviennent pratiquement seules (Neville, non publié). Chez les *Phyllanthus,* on a déjà montré, en enlevant uniquement les ramifications plagiotropes, que celles-ci jouent, à des stades relativement précoces de leur développement, un rôle important sans doute déterminant dans ce phénomène.

Mais là ne se cantonne pas l'influence basipète des rameaux plagiotropes. Rappelons ce que nous avons déjà mentionné, à propos de *P. odontadenius* 56, concernant la floraison apicale des sept premiers axes plagiotropes formés par la jeune plante. Cette potentialité, d'une manière générale, n'est susceptible de s'exprimer que par ablation des portions sus-jacentes au rameau, testé sous ce rapport. Il est d'ailleurs possible que l'expression du fait floral terminal soit une conséquence indirecte de l'ablation des portions supérieures du végétal et qu'elle soit due, en réalité, à la croissance prolongée du rameau plagiotrope, entraînée par ces ablations. Il n'en reste pas moins vrai qu'elle ne se manifeste, sauf exception, qu'à la condition de supprimer les parties de la plante qui sont supérieures à ce rameau et, en particulier, les rameaux plagiotropes sus-jacents.

Une autre facette de l'activité des rameaux plagiotropes, en direction toujours des portions sous-jacentes, a trait à leurs effets sur le comportement axillaire des feuilles des rameaux plagiotropes situés au-dessous d'eux. Nous envisagerons, d'abord, les réactions des aisselles dans le sens floral et, ensuite, dans le sens végétatif.

On a pu constater que le premier rameau plagiotrope de *P. amarus* [Raviart], soustrait à l'influence des parties supérieures du végétal,

à un stade assez précoce de son développement (alors qu'il comptait 4 à 7 feuilles initiées et mesurait de 0,25 à 4 mm jusqu'à son apex suivant les expériences) et à différentes époques de l'année, finit toujours par porter des fleurs (toutefois à des aisselles plus proches de sa base s'il s'est développé en jours longs). Sa mise à fleurs peut alors avoir lieu au niveau d'aisselles déjà présentes mais toujours stériles sur le rameau plagiotrope de rang 1 des plantes intactes. Soulignons que cette constatation n'est valable que pour les rameaux plagiotropes d'individus cultivés en jours longs ou assez longs (voir tableau IV).

Tableau IV

| Date de la mise en expérience | Numéro de l'aisselle ou apparaît en moyenne la 1re fleur sur le RP1 isolé des portions sus-jacentes | Nombre de feuilles initiées en moyenne sur le RP1 de plantes intactes | Variation du nombre de feuilles initiées sur le RP1 des plantes intactes |
|---|---|---|---|
| Fin décembre 1968. | Aisselle 19,40 (34). | 8,6 f (20) | 7 à 10 f |
| Mi-avril 1966. | Aisselle 16 (étalement de 15 à 18) (31). | 17,46 f (20) | 15 à 21 f |
| Fin juin 1966. | Aisselle 17 (étalement de 14 à 19) (30). | 18,90 f (20) | 17 à 25 f |
| Début juin 1966. | Aisselle 18 (étalement de 16 à 20) (30). | 21 f (20) | 17 à 26 f |

Le nombre mis entre parenthèses indique le total des individus observés.

La floraison pouvant apparaître sur le premier rameau plagiotrope isolé des portions supérieures du végétal dans une courte zone où, sur les plantes intactes, il n'y aurait pas eu de fleurs, c'est bien que des corrélations inhibitrices émanant des parties sus-jacentes à ce ramule, empêchent, dans les conditions normales, cette floraison de se produire.

On peut se demander si ces influences inhibitrices sont responsables directement ou indirectement de l'absence de fleurs sur le petit nombre d'aisselles du premier rameau plagiotrope où nous avons vu, ci-dessus, qu'elles auraient pu être présentes.

Etant donné que les rameaux plagiotropes ont, sur la plante non traumatisée, une croissance limitée, il en découle qu'une partie tout au moins de l'inhibition provenant des portions supérieures du végétal (et en particulier des jeunes rameaux plagiotropes inclus dans ces

portions) atteint directement le méristème apical plagiotrope. Il paraît hautement probable que les influences responsables, dans les conditions normales, de l'absence de fleurs à certaines aisselles du premier rameau plagiotrope passent aussi par l'intermédiaire de ce méristème. Celui-ci, recevant ces influences, est alors modifié dans son fonctionnement, ce qui se traduit par un retard dans l'acquisition d'un rôle organisateur de méristème plagiotrope typique.

Des constatations convergentes peuvent être faites, toujours chez *P. amarus* [Raviart], au niveau de rameaux plagiotropes de rang plus élevé. On peut mettre en évidence, par exemple, que la suppression des portions supérieures du végétal au-dessus d'un rameau qui, normalement, présente une floraison discontinue, détermine une floraison intervenant à peu près régulièrement à toutes les aisselles.

Mais, sur tous ces rameaux, on doit cependant constater que des ablations de ce type n'ont jamais déterminé de changement important dans la position des premières fleurs, c'est-à-dire dans l'apparition sur eux des processus floraux. Ceci est bien l'indice que, chez *Phyllanthus amarus,* sous le rapport de la floraison, les influences venues du haut, plus spécialement des rameaux plagiotropes, ne sont pas d'une grande efficience.

Et pourtant, ce sont surtout, à notre connaissance, ces influences qui ont été mises en évidence par de nombreux auteurs sur des végétaux très divers. Ainsi, Kujirai et Imamura (1958) ont montré que les bourgeons des premiers nœuds de jeunes individus de *Pharbitis nil* Chois. donnent des fleurs après suppression du bourgeon terminal, alors que, dans les conditions normales, ils restent végétatifs. De même, sur une plante pérenne, *Geum urbanum* L., Chouard et Tran Thanh Van (1965) ont obtenu, après décapitation de l'apex terminal, la floraison des bourgeons axillaires sur des plantes non vernalisées, alors que cette espèce nécessite, habituellement, le froid pour sa mise à fleurs.

Mais les exemples les plus nombreux, où par suppression d'influences corrélatives provenant des parties supérieures du végétal on favorise les processus floraux, ont été constatés, nous semble-t-il, sur les végétaux ligneux. Citons, entre autres, à ce sujet, les travaux de Reece, Furr et Cooper (1946) sur *Mangifera indica* L., ceux de Wareing (1953) sur *Pinus sylvestris* L. Une observation allant dans le même sens a été faite sur *Ribes nigrum* L. par Nasr et Wareing (1961). Dans le même ordre d'idées, on peut, peut-être, inclure encore les tailles sévères qui, chez les *Citrus,* rendent la floraison plus abondante sur les individus adultes (Crossa-Raynaud, 1960) ou plus précoce chez les jeunes (Furr, Cooper et Reece, 1947).

Mais revenons aux *Phyllanthus* où il nous reste à étudier les influences, dans le sens basipète, s'exerçant à partir des rameaux de rang supérieur sur les réactions axillaires végétatives de ceux situés à un niveau inférieur. Nous avons déjà mentionné que ces influences étaient peu importantes sur les productions florales; en est-il de même

en ce qui concerne les productions axillaires végétatives ? Pour répondre à cette question, nous allons décrire le résultat d'une expérimentation conduite sur *P. amarus* (graines provenant d'Abidjan), en hiver et sans éclairage d'appoint, où on a isolé les quatre premiers rameaux plagiotropes par section de l'axe principal au-dessus d'eux. Ces rameaux qui, sur la plante intacte, auraient été dépourvus de fleurs ont fini par en porter, mais après avoir présenté, dans leur partie proximale, un nombre très important d'aisselles stériles. On a pu constater alors que le nombre des émissions latérales végétatives varie avec le rang du rameau étudié. En effet, ce nombre diminue, d'abord très légèrement du premier au deuxième rameau plagiotrope (de 4,60 à 4,50), puis de plus en plus vite sur les rameaux suivants (de 4,50 à 3,60 du 2e au 3e rameau plagiotrope et de 3,60 et 1,66 du 3e au 4e). Cette baisse est beaucoup plus rapide sur les deux derniers rameaux que la diminution correspondante de leurs aisselles vides proximales. Donc, même si les productions axillaires apparaissent au niveau des aisselles dépourvues de fleurs, la proportion des productions axillaires végétatives n'est pas directement liée, dans une certaine mesure, à celle des aisselles stériles.

De même que le nombre des réactions axillaires végétatives, leur nature varie aussi avec le rang du rameau : en effet, les rameaux orthotropes typiques diminuent et les cals disparaissent au profit des autres catégories de départs axillaires à mesure que le rameau plagiotrope occupe une position plus élevée sur l'axe orthotrope principal.

Il faut souligner, cependant, que si les ablations des portions supérieures du végétal déterminent un changement important dans le nombre des productions axillaires végétatives, les modifications observées dans leur qualité ne sont pas dues à ces influences basipètes mais viennent d'ailleurs, en particulier, des actions s'exerçant en direction acropète.

En tous cas, cette expérimentation montre, une fois de plus, un gradient de potentialités des rameaux plagiotropes suivant leur rang.

Quant à la différence de comportement que nous venons de relever, au point de vue des aisselles végétatives, entre un axe de rang déterminé sur la plante entière et ce même axe séparé des influences des portions du végétal situées au-dessus de lui (en particulier, des rameaux plagiotropes), elle est manifestement le fait de corrélations d'inhibition. Ces dernières s'ajoutent à celles dues aux propres feuilles du rameau plagiotrope dont nous avons déjà montré la réalité; comme celles-ci, elles doivent, au moins pour une large part, s'exercer directement sur les aisselles foliaires, les empêchant d'exprimer des potentialités qu'elles ont en les amenant à un état où elles deviennent pratiquement incapables de former un méristème d'axe, voire même un cal. Il faut souligner l'importance relative du phénomène d'apparition de ces ramifications végétatives, entraîné par l'ablation des portions supérieures du végétal, comparé à la faiblesse des modifications apportées dans la position de la zone à floraison axillaire. Ceci laisse penser que

les changements intervenus du fait de cette ablation, sur les qualités du méristème de l'axe plagiotrope sous-jacent considéré, doivent être faibles.

*c) **Conclusions concernant l'action des ramifications plagiotropes.*** — Ceux-ci jouent manifestement un rôle, tant sur les portions situées au-dessous d'eux que sur celles situées en dessus.

Les influences exercées par ces rameaux en direction basipète relèvent, pour l'essentiel semble-t-il, des corrélations d'inhibition décrites classiquement chez les végétaux. L'effet de leur ablation peut se traduire par la levée de latence des bourgeons orthotropes secondaires, par la croissance « indéfinie » du rameau plagiotrope (*P. amarus,* le plus souvent) ou bien sa terminaison en fleur (*P. odontadenius* 56) et par le démarrage de productions axillaires végétatives dans la partie proximale des rameaux plagiotropes sous-jacents. Pour ce qui est de la floraison terminale, elle serait due à un démasquage de propriétés transmises à la jeune plantule par la plante mère et qui ne s'exprime pas, dans les conditions habituelles, en particulier, semble-t-il, du fait de la limitation de croissance du rameau plagiotrope. Il existe aussi une influence, mais plus discrète, qui s'exerce sur le phénomène de floraison axillaire; nous avons vu, en effet, que l'ablation de la partie sommitale de la plante conduit à une légère avance dans l'apparition du phénomène floral sur le premier rameau plagiotrope et dans l'intensité de ce phénomène sur ceux de rang plus élevé, situés sous la section. A l'inverse des précédentes, qui sont très vraisemblablement des actions directes, cette dernière action des rameaux plagiotropes, en direction basipète, paraît être indirecte, c'est-à-dire qu'elle s'exercerait sur le méristème plagiotrope amenant des modifications dans son fonctionnement qui se répercuteraient ensuite sur les méristèmes qu'il édifie.

Quant aux influences transmises par les rameaux plagiotropes en direction acropète, elles semblent beaucoup plus importantes. Elles se traduisent au niveau du fonctionnement du méristème principal orthotrope dont elles contribuent à limiter la vitesse d'organogenèse en même temps qu'elles concourent à le garder dans un certain état de différenciation. Elles s'exercent aussi sur les méristèmes orthotropes secondaires dont elles participent à assurer la latence, sur les aisselles proximales des rameaux plagiotropes qu'elles aident à maintenir vides de bourgeons végétatifs et, enfin, sur la floraison axillaire et terminale des ramifications plagiotropes. Il semble acquis que ces influences diverses s'exercent directement sur les organes en cause, sauf en ce qui concerne la précocité plus ou moins grande du phénomène floral ainsi que la qualité et la position des réactions végétatives produites par les aisselles des feuilles proximales de cet axe. Ces derniers phénomènes, se trouvant très vraisemblablement sous la dépendance d'un certain état de fonctionnement du méristème plagiotrope, transitent donc par des effets agissant sur l'apex de cet axe.

Il faut noter, compte tenu de ce que nous avons pu établir anté-

rieurement concernant le rôle des feuilles des rameaux plagiotropes, que ce sont ces feuilles qui constituent les éléments actifs des phénomènes sus-mentionnés.

Peut-être est-il aussi intéressant de faire ressortir que ce sont très vraisemblablement des influences de type globalement inhibiteurs en provenance des jeunes rameaux plagiotropes, les premiers formés par le végétal qui, s'exerçant en direction acropète, déterminent la dilution progressive des effets d'origine maternelle que nous avons pu mettre en évidence sur les jeunes individus issus de la graine.

De l'exposé synthétique des rôles joués par les ramifications plagiotropes, plus spécialement, vraisemblablement, par leurs feuilles globalement arrivées à un certain type de fonctionnement, il ressort qu'elles exercent, outre des actions déjà bien connues d'inhibition en direction basipète, des influences particulièrement efficaces pour la morphogenèse, s'exerçant, elles, dans le sens acropète. La mise en évidence de ce dernier type d'influences nous semble constituer un apport assez original; à notre connaissance, un seul exemple comparable a été signalé par Champagnat (1951) sur la pousse herbacée du Lilas.

### *4° Réflexions générales à propos de l'ensemble des corrélations intervenant dans l'orientation de l'évolution des méristèmes.*

Dans un chapitre précédent nous avons mis en évidence la variabilité du fonctionnement des deux types de méristèmes végétatifs dont l'activité concourt à l'édification de la plante. Franchissant une nouvelle étape, nous venons maintenant d'apporter des informations concernant des interactions diverses entre différentes parties du végétal qui s'exercent dans les conditions normales et déterminent des changements dans les propriétés de ces méristèmes. Dans ces phénomènes interconnectés, les feuilles paraissent avoir une action de premier ordre.

L'analyse du rôle joué par les diverses parties du végétal apparaît comme étant complexe. Divers types de difficultés se présentent à l'expérimentateur :

La première est liée au fait que les feuilles, suivant l'étape ontogénique atteinte, jouent des rôles différents, voire contradictoires, inhibiteurs ou activateurs. Des faits comparables ont été déjà signalés par d'autres auteurs. Citons, par exemple, l'activité différente des feuilles jeunes et adultes sur le phénomène floral chez *Scrofularia arguta* Sol. (Chouard et Lourtioux, 1959, Chouard, 1962), sur le phénomène de dormance chez *Vitis* (Nigond, 1966), sur le fonctionnement du méristème caulinaire chez *Gleditsia triacanthos* (Neville, 1968) et sur le démarrage des bourgeons axillaires chez de nombreuses espèces herbacées (Champagnat, 1965). Il n'est pas facile de faire la part des deux types d'activité exercés par les feuilles au niveau du végétal entier car, sur lui, se traduit seulement la résultante des actions des organes foliaires qu'il porte et qui sont à des étapes différentes de développement.

Il est clair que ces modifications dans le rôle des feuilles au cours de leur croissance relèvent de différences dans le fonctionnement biochimique. Une illustration de cette affirmation peut, d'ailleurs, déjà être fournie par les études faites par T. Ushijima et T. Tazaki sur la variation du rythme de la photosynthèse des feuilles chez plusieurs Phanérogames en fonction de l'âge de ces organes.

Par ailleurs, une nouvelle source de difficultés réside dans le fait que l'état de différenciation du méristème récepteur influe sur le type de réponses que ce dernier va être capable de donner. Nous l'avons mis en évidence, à propos du méristème plagiotrope, sur lequel l'action des cinq premières feuilles qu'il forme est à peu près inexistante en ce qui concerne le phénomène floral, alors que celle de 3 feuilles seulement mais situées entre le 10e et le 13e rang entraîne un net déplacement dans l'apparition de la floraison. De même le méristème orthotrope réagit de façon différente dans les très jeunes stades sous l'action des feuilles chlorophylliennes de la base de l'axe principal ou, plus tard, sous celle des feuilles chlorophylliennes des axes plagiotropes.

La résultante de ces interactions entre organes ou portions d'organes aux propriétés fluctuantes aboutit, soit à des changements se traduisant quantitativement et trahis par la mise en évidence de gradients de différenciation ou de dédifférenciation, soit à des changements qualitatifs apparaissant brusquement et qui sont l'expression d'un basculement dans la direction d'un phénomène. Ainsi, l'apparition sur le rameau plagiotrope de réactions axillaires dirigées dans le sens floral peut être considérée comme une bonne illustration d'une orientation nouvelle de caractère qualitatif. Et encore, une telle orientation n'exclut pas des hésitations mettant en évidence, à certains moments, des équilibres juste rompus ou pas tout à fait. C'est ce qui se traduit, par exemple, sur le rameau plagiotrope par des zones où les aisselles foliaires n'évoluent pas toutes en méristèmes floraux. Mieux, chez *P. amarus* [Raviart], on observe même, chez certains rameaux plagiotropes situés à la base du jeune individu, la présence d'une première aisselle foliaire nantie d'une fleur alors que les suivantes, en nombre plus ou moins grand selon le rang du rameau, en sont dépourvues.

La complexité de l'analyse des interactions qui déterminent la morphogenèse du végétal est encore accrue du fait que les corrélations entre les diverses portions de la plante se font sentir, aussi bien dans le sens basipète qu'en direction acropète. Jusqu'à maintenant, les chercheurs ont surtout insisté sur les effets se traduisant de haut en bas. Profitant de la structure favorable du groupe de *Phyllanthus* étudiés, nous avons pu mettre en évidence des influences s'exerçant en sens inverse. Ces dernières nous sont apparues comme étant particulièrement importantes pour l'orientation de la morphogenèse de ces végétaux plus que celles en direction basipète qui apparaissent comme relevant surtout de corrélations d'inhibition.

Il faut mentionner également, au moins au niveau des jeunes individus issus de la graine, l'existence d'apports intrinsèques de la semence, c'est-à-dire d'influences maternelles rémanentes qui, bien que fugaces dans leurs effets, n'en apportent pas moins un nouvel élément de complexité à l'analyse du déterminisme de la morphogenèse.

Si nous notons enfin que toutes ces interactions sont très vivement influencées par les variations de conditions écologiques, nous aurons fait le tour, pour l'essentiel, du schéma des influences internes qui, trouvant leur origine et leur point d'application au niveau d'organes ou de portions de ces organes, déterminent la morphogenèse du végétal.

C'est l'existence même de la complexité de toutes ces interinfluences, variant dans le temps comme dans l'espace, qui permet, sans doute, de comprendre que des résultats, à première vue contradictoires, aient été obtenus par divers auteurs à propos, en particulier, du phénomène floral. La justification de la validité de chacun vient du fait qu'ils constituent, chacun, un résultat partiel, correspondant, par exemple, à un état déterminé, aussi bien de l'organe testé que de la plante entière au même moment.

Ainsi, en considérant seulement l'action des feuilles, on peut remarquer que certains chercheurs ont fait jouer à ces organes un rôle inhibiteur sur les processus floraux, alors que d'autres leur ont reconnu un rôle activateur.

C'est ainsi, que les feuilles à des stades relativement précoces de leur développement sont inhibitrices de la floraison. Cela a été montré, en particulier, chez *Scrofularia arguta* Sol. (Chouard et Lourtioux, 1959, Chouard, 1962), mais aussi, entre autres, chez *Glycine max* L. (Haupt, 1954; Fischer, 1955), chez *Solanum lycopersicum* L. (De Zeeuw, 1954, 1956), chez *Chrysanthemum* (Volodarskij, 1957; Vince et Mason, 1957), chez *Linum austriacum* G. G. et *Linum angustifolium* Huds (Dang, 1959) et chez *Perilla* (Volodarskij, 1961; Raghavan et Jacobs, 1961). Cependant, chez *Fragaria ananassa* Duchesne, ce sont les feuilles complètement étalées qui sont plus inhibitrices que les jeunes feuilles (Thompson et Guttridge, 1960), ce qui montre que, suivant les espèces, les influences inhibitrices peuvent être exercées par des feuilles à des étapes différentes de leur développement.

Citons maintenant quelques exemples où on a noté que les feuilles, à des stades plus ou moins avancés de leur développement, favorisent ou déclenchent le phénomène floral. C'est le cas principalement de *Scrofularia arguta* Sol. (Chouard et Lourtioux, 1959), de *Chrysanthemum morifolium* Ramat. (Moshkov, 1937), de *Glycine max* L. var Biloxi (Borthwick et Parker, 1938, 1940), de *Xanthium pensylvanicum* Wallr. (Kludairi et Hamner, 1954; Salisbury, 1955), de *Perilla fructescens* L. (ex Jackson) (Moshkov, 1961), de *Kalanchoë blossfeldiana* v. Poelln. (Zeevaart, 1958). Ce rôle activateur des

feuilles à ces mêmes stades est aussi visible chez de nombreux arbres fruitiers : le Manguier (Reece, Furr et Cooper, 1946), les pommiers, pruniers (Magness, 1917; Roberts, 1923; Harley, Magness, Masure, Fletcher et Degman, 1942; Singh, 1948; Fulford, 1960).

A notre connaissance, Chouard est le premier à avoir mis en évidence, au moins au sujet des feuilles, l'existence de ce double rôle contradictoire pour la floraison. Notre travail a permis, nous semble-t-il, d'élargir les données du problème en le situant dans le contexte global de l'évolution de la plante depuis la graine. Celle-ci peut ajouter aux informations génétiques qu'elle transmet, d'autres informations d'origine maternelle concernant, elles, le fonctionnement du génome. L'ensemble du déroulement du programme, apporté par la semence, apparaît comme étant constamment le fruit d'ajustements dont semblent responsables les organes et les méristèmes qui se transmettent constamment, au fil de leur évolution, des messages d'orientation dont l'élaboration et l'acheminement apparaissent aussi comme plus ou moins influencés par les conditions écologiques dans lesquelles est placé l'individu.

### *D. — Résumé et conclusions générales.*

L'essentiel de notre travail est une tentative d'analyse des corrélations internes qui déterminent la morphogenèse d'un végétal et le conduisent à la floraison.

Le matériel expérimental, quelques *Phyllanthus* à rameaux végétatifs dimorphes, a été choisi d'une part, à cause de la rigueur quasi mathématique de sa construction pour une condition écologique donnée, d'autre part, à cause de la grande homogénéité des individus obtenus à partir de graines récoltées sur une même plante.

De telles conditions facilitaient évidemment une expérimentation précise. Nous avons, en premier lieu, examiné certains des rôles exercés par le méristème édificateur de chacun de ces deux types fondamentaux d'axes des *Phyllanthus*. Nous avons pu montrer, grâce à des opérations microchirurgicales, que la différenciation d'un méristème latéral dans le sens plagiotrope est sous la dépendance du méristème orthotrope qui joue, vis-à-vis de lui, un rôle organisateur. Cette dénomination que nous avons donnée à une propriété du méristème apical de l'axe orthotrope souligne la similitude qui nous paraît exister entre elle et celle mise en évidence chez certaines portions d'embryons animaux. Nous avons pu montrer que la différenciation, dans ce sens, du méristème ne résistait qu'en partie à la réduction expérimentale de sa taille.

Le méristème apical orthotrope n'intervient pas directement dans le phénomène floral, mais il joue un rôle déterminant dans l'orientation vers la différenciation plagiotrope. Et nous avons pu démontrer que le méristème plagiotrope, arrivé à une étape convenable de son déve-

loppement, induit à la floraison les méristèmes axillaires qu'il contribue à édifier et qu'il laisse derrière lui. On peut donc considérer que le méristème apical du rameau plagiotrope présente des capacités organisatrices. Elles sont seulement différentes de celles du méristème de l'axe orthotrope, le méristème plagiotrope étant en prise directe avec le fait floral. Il n'en reste pas moins qu'il découle de ce que nous venons d'exposer que le méristème orthotrope reste le premier responsable de la formation des fleurs, mais d'une manière indirecte.

Nous avons vu que pour exercer pleinement ce rôle organisateur chacun des deux méristèmes doit fonctionner dans un système bien particulier qu'il acquiert progressivement. Aussi assiste-t-on à une évolution de ces méristèmes, au cours des premières phases de leur développement, qui se traduit par l'existence de gradients de différenciation ou de dédifférenciation que l'on peut analyser de manière quantitative. Ces gradients peuvent être mis en évidence soit sur la plante normale non traumatisée, soit, expérimentalement, après la levée de certaines corrélations.

Nous avons étudié aussi un certain nombre des interinfluences diverses qui s'exercent, dans les conditions normales, entre les différentes parties du végétal, interinfluences responsables de l'évolution déjà mentionnée des caractéristiques des deux types de méristèmes.

Ainsi, on peut observer, entre autres, des actions « en retour » des rameaux plagiotropes sur le comportement du méristème terminal orthotrope qui les a initiés, leur ablation, à de jeunes stades, déterminant, en particulier, une accélération de deux à trois fois au moins du rythme d'organogenèse du méristème orthotrope. Nous avons rapproché le schéma de ce comportement de celui qui a pu être mis en évidence lors de processus biochimiques intervenant au niveau cellulaire, par exemple, lors de synthèses d'enzymes.

Donc, dans les conditions normales, les rameaux plagiotropes, surtout à leurs jeunes stades, modifient le fonctionnement du méristème terminal orthotrope qui édifie, par contrecoup, des rameaux plagiotropes qui acquièrent plus tardivement leur rôle d'orienteur vis-à-vis des méristèmes axillaires.

Nous avons montré aussi, que les feuilles jouent un rôle dans les processus de floraison. Nous avons étudié les variations de ce rôle en fonction de leur état de développement. Nous avons pu, en particulier, à ce propos, mettre en évidence que les feuilles du rameau plagiotrope présentent une activité inhibitrice de la floraison, croissant au cours de leur ontogenèse, au minimum, jusqu'à un stade très avancé de leur développement.

Les quelques résultats que nous venons de citer, donnent une idée partielle mais assez précise de la diversité des interactions intervenant pour aboutir à une structure morphologique dont la simplicité apparente et la rigueur assez stricte recouvrent une grande com-

plexité. Nous avons pu montrer que des processus corrélatifs jouent entre les divers organes dans un sens acropète ou basipète. Il ressort de nos résultats que, chez les *Phyllanthus*, les influences s'exerçant dans le sens acropète sont particulièrement efficaces pour la morphogenèse de ces végétaux, alors que celles de type classique, agissant dans le sens basipète, ont des incidences beaucoup plus faibles. Toutes ces actions corrélatives interviennent, en outre, de manière diverse en liaison avec le stade ontogénique des organes en cause, c'est-à-dire en définitive avec le niveau de différenciation qu'ils ont atteint. Egalement, selon leur niveau de différenciation, les méristèmes peuvent répondre de façon différente à une influence du même type.

Le fait le plus remarquable que nous avons mis à jour, dans ce domaine, concerne un aspect particulier du phénomène de floraison. Nous avons pu mettre en évidence l'existence, masquée dans la morphogenèse « normale », de possibilités de floraison dès les premiers stades après la germination de la graine. C'est ainsi que nous avons pu provoquer la formation de fleurs, chez une espèce ligneuse (*P. distichus* Muell. Arg.), peu de temps après la levée de la semence, alors que, normalement, cette plante fleurit à l'état d'arbre. Nous avons aussi constaté que, dans les conditions normales d'édification de ce végétal, cette propriété s'estompe progressivement sous des influences corrélatives que nous avons pu, au moins partiellement, mettre à jour. Aussi, dans certaines limites, il apparaît que plus la plante vieillit, moins elle est capable de fleurir. Tout se passe comme si la graine apportait un certain potentiel de floraison, issu de la mère; celui-ci serait détruit au cours de stades relativement précoces de la morphogenèse « normale », dans les conditions écologiques habituelles de vie de la plante; il serait réacquis, plus tard, sous l'effet d'autres influences corrélatives conjuguées. Un tel processus n'est pas sans rappeler certaines caractéristiques fugaces présentées par de jeunes Mammifères sous l'influence d'effets maternels persistants. Il n'est pas impossible aussi que notre analyse de ce phénomène fournisse une explication rationnelle, au moins à un certain nombre de cas de floraison précoce signalés chez des végétaux. Cet aspect original du phénomène de floraison que nous avons mis en évidence conduit, en outre, à se poser des questions sur la validité de l'appellation « forme de jeunesse » qui est donnée à la structure du végétal issu de la graine. Au moins dans le cas des *Phyllanthus* analysés sous ce rapport, cette « forme de jeunesse » présente un nombre important de caractères que l'on doit bien reconnaître comme étant aussi des caractères ultimes présentés par l'individu lors de sa morphogenèse et dont on peut se demander s'ils ne sont pas des « indicateurs de vieillesse ».

Autre fait établi : la difficulté de l'analyse du déterminisme morphogénétique de ces végétaux est encore accrue du fait que tous les processus que nous avons mis en évidence sont plus ou moins fortement influencés et, sans doute, pour certains plus ou moins indi-

rectement par les conditions extérieures. Par exemple, la lumière a, au moins sur certains d'entre eux, en particulier la floraison, une particulière efficacité.

Pour conclure, nous pouvons dire que notre investigation expérimentale, grâce à un matériel végétal, sous divers aspects particulièrement favorables, nous a permis de donner une idée assez précise bien que partielle du jeu des corrélations internes où interviennent méristèmes et organes, aux diverses étapes de leur évolution et qui déterminent, suivant le génotype, et influencées toutefois par les conditions extérieures, la morphogenèse des végétaux.

*REMERCIEMENTS*

Les recherches qui viennent d'être exposées ont été effectuées au laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences d'Orsay, sous la direction de M. le Professeur Nozeran.

Pour réaliser ce travail, j'ai trouvé, autour de moi, parmi mes supérieurs, mes collègues et tout le personnel du laboratoire, beaucoup de réconfort, de dévouement ainsi qu'une aide amicale et efficace.

Je voudrais dire, d'abord, toute la reconnaissance que je dois à MM. les Professeurs Emberger et Nozeran qui, par leur enseignement original et les horizons nouveaux qu'ils m'ont fait découvrir, m'ont incitée à choisir la voie dans laquelle je me suis engagée. Dès mes débuts dans l'enseignement supérieur, à l'Institut de Botanique de Montpellier, j'ai rencontré, auprès d'eux, aide et compréhension qui ont aplani, pour moi, beaucoup de difficultés.

A M. le Professeur Nozeran, particulièrement, je voudrais exprimer mon attachement. Si j'ai pu mener à bien ce travail, c'est grâce à ses multiples conseils et encouragements en toutes circonstances. Il m'est impossible d'exprimer en quelques mots tout ce que je lui dois, au point de vue scientifique. Mais il y a plus que cela ! Chez lui, l'intelligence et le cœur sont intimement associés, et tous ses élèves bénéficient de cette extraordinaire chaleur humaine.

Je tiens, également, à exprimer ma respectueuse reconnaissance à M. le Professeur Mangenot qui, dans des moments difficiles, m'a réconfortée et conseillée.

Je veux souligner, aussi, toute la compréhension et la sympathie dont a fait preuve M. le Professeur Demarly, à mon égard, ainsi que l'intérêt que j'ai pris à son enseignement.

Quant à M. le Professeur Chouard qui, malgré ses multiples charges, a bien voulu accepter de juger mon travail, je lui exprime mes sincères remerciements.

Il m'est agréable, aussi, de remercier vivement tous mes collègues et amis qui, au laboratoire, m'ont grandement aidée dans ce travail,

surtout MM. Ducreux et Favre qui ont toujours été disponibles pour m'apporter un concours ingénieux et amical; je crains même d'en avoir, parfois, un peu abusé.

Je ne saurais oublier, non plus, M. Roux, qui m'a initiée à beaucoup de techniques de laboratoire et de photographie et avec lequel les échanges d'idées ont été nombreux.

J'adresse aussi mes plus vifs remerciements à Mme Mangenot qui s'est associée à moi pour une partie de ce travail. Elle a, en particulier, assumé l'étude caryologique des *Phyllanthus* des diverses origines.

Je tiens à souligner que je dois le contrôle de toutes les déterminations des *Phyllanthus* à la gentillesse de M. Webster, l'éminent spécialiste des Euphorbiacées.

J'ai bénéficié, aussi, de l'aide de MM. Phung-Trung-Ngân, Trân-Van-Nao, Fr. Hallé, Degras, Schmidt, Garnier qui ont été pour moi d'actifs pourvoyeurs de graines.

Je suis très reconnaissante à Mme Gaisne de l'aide précieuse qu'elle m'a toujours apportée; ses qualités et son sérieux m'ont été très utiles tout au long de ce travail.

Je remercie beaucoup Mme Neveu qui, très aimablement, a assuré, prenant même sur ses loisirs, la dactylographie de ce mémoire.

Je ne saurais, enfin, oublier tous ceux qui, au laboratoire, à des titres divers, m'ont apporté leur concours, en particulier :

— M. Richard que j'ai maintes fois mis à contribution avec la sympathique équipe de jardiniers qu'il dirige. J'ai pu souvent mettre à l'épreuve ses grandes compétences.

— Mme Defoug qui a grandement contribué à l'illustration de ce mémoire.

— enfin, toutes les techniciennes du laboratoire, Mmes Cubizolles, Thomas, Wolfersberger, qui ont participé à la réalisation matérielle de ce mémoire.

## *BIBLIOGRAPHIE*

Ball (E.), 1948. — Differentiation in the primary shoots of *Lupinus albus* L. and of *Tropaeolum majus* L. *Symp. Soc. exp. Biol.*, **2**, p. 246-262. — 1952. Experimental division of the shoot apex of *Lupinus albus L. Growth*, **16**, p. 151-174.

Bancilhon (L.), 1965. — Sur la mise en évidence d'un rôle « organisateur » du méristème apical de l'axe orthotrope de *Phyllanthus*. *C. R. Acad. Sc.*, **260**, p. 5327-5329. — 1966. Mise en évidence de gradients de différenciation lors du développement végétatif de *Phyllanthus amarus* Schum. et Thonn. (Euphorbiacées). *C. R. Acad. Sc.*, **262**, p. 1228-1231.

Bancilhon (L.) et Neville (P.), 1966. — Action régulatrice des jeunes organes latéraux à rôle assimilateur sur l'activité du méristème de la tige principale chez *Phyllanthus distichus* Müll. Arg. et *Gleditsia tricanthos* L. *C. R. Acad. Sc.*, **263**, p. 1830-1833.

Borthwick (H. A.) et Parker (M. W.), 1938. — Photoperiodic perception in *Biloxi* soybeans. *Bot. Gaz.*, **100**, p. 374-387. — 1940. Floral initiation in *Biloxi* soybeans as influenced by age and position of leaf receiving photoperiodic treatment. *Bot. Gaz.*, **101**, p. 806-817.

Carvalho (A.), Krug (C. A.) et Mendes (J. E. T.), 1950. — O dimofismo dos ramos em *Coffea arabica* L. *Bragantia*, **10**, 6, p. 151-159.

Carvalho (A.) et Antunes Filho (H.), 1952. — Novas observaçôes sôbre o dimorfismo dos ramos em *Coffea arabica* L. *Bragantia*, **12**, p. 1-3 et 81-84.

Champagnat (P.), 1951. — Les corrélations d'inhibition sur la pousse herbacée du Lilas : 2. Un curieux exemple d'inhibition acropète. *Bull. Assoc. Philomathique Alsace et Lorraine*, **IX**, 2, p. 54-56.

Champagnat (P.), 1961. — Dominance apicale, tropisme, épinastie. *Handb. Pflanzenphysiol.*, W. Ruhland, edit., **14**, p. 872-908. — 1965. Physiologie de la croissance et de l'inhibition des bourgeons : dominance apicale et phénomènes analogues. *Handb. Pflanzenphysiol.*, W. Ruhland, edit., **15** (1), p. 1106-1164.

Chevalier (S.), 1967. — Analyse d'une différenciation contagieuse des thalles de l'*Ustilago cynodontis* (Pass.) P. Henn. cultivés *in vitro*. *Thèse, Univ. Paris*, 101 p.

Chevaugeon (L.), 1968. — Etude expérimentale d'une étape du développement du *Pestalozzia annulata* B et C. *Ann. Sc. Nat. Bot., Paris*, 12e série, **9**, p. 417-432.

Chouard (P.), 1951. — Réversion végétative de la fleur et néoténie provoquées expérimentalement, comme moyens physiologiques d'investigation sur la phylogénie et l'ontogénie des plantes à fleurs. *C. R. Acad. Sc.*, **233**, p. 86-88. — 1962. Quelques réflexions sur la physiologie de la floraison. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **109**, p. 219-241.

Chouard (P.) et Lourtioux (A.), 1959. — Corrélations et réversions de croissance et de mise à fleurs chez la plante amphicarpique *Scrofularia arguta* Sol. *C. R. Acad. Sc.*, **249**, p. 889-891.

Chouard (P.) et Tran Than Van (M.), 1965. — Remplacement du froid vernalisant par l'ablation de l'apex chez le *Geum urbanum* L.; signification commune des divers processus vernalisants. *C. R. Acad. Sc., Paris*, **260**, p. 274-277.

Crossa-Raynaud (P.), 1960. — Problèmes d'arboriculture fruitière en Tunisie. *Ann. Inst. Nat. Rech. Agron. de Tunisie*, **33**, p. 1-263.

Cutter (E. G.), 1956. — Experimental and analytical studies of pteridophytes. XXXIII. The experimental induction of buds from leaf primordia in *Dryopteris aristata* Druce. *Ann. Bot. N. S.*, **20**, p. 143-165.

Dang (K. D.), 1959. — Conséquences de mutilations expérimentales sur la croissance, l'anatomie, l'hydratation et la floraison de quelques espèces de Lin. *Ber. schzwei. bot. Ges.*, **69**, p. 346-347.

Dostal (R.), 1909. — Die Korrelationsbeziechung zwischen dem Blatt und seiner Axillarknospe. *Ber. dtsch. bot. Ges.*, **27**, p. 547-554.

Espagnac (H.), 1960. — A propos de l'appareil végétatif de *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Natur. Monsp., Bot.*, **12**, p. 19-24.

Fisher (J. E.), 1955. — Floral induction in soybeans. *Bot. Gaz.*, **117**, p. 156-165.

Fulford (R. M.), 1960. — The use of defoliating sprays for the control of biennial bearing in apple. *J. hortic. Sc.*, **35**, p. 202-213.

Furr (J. R.), Cooper (W. C.) et Reece (P. C.), 1947. — An investigation of flower formation in adult and juvenile *citrus*. *Amer. J. Bot.*, **34**, p. 1-8.

Goebel (K.), 1880. — Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. *Bot. Ztg.*, **38**, p. 754-760, 768-778, 785-795, 801-815, 817-826 et 833-845. — 1908. *Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen*. B. G. Teubner, edit., Berlin und Leipzig, 260 p.

Harley (C. P.), Magness (J. R.), Masure (M. P.), Fletcher (L. A.) et Degman (E. S.), 1942. — Investigations on the cause and control of biennial bearing of apple trees. *Tech. Bull. U. S. Dept. Agric.*, n° 792.

Haupt (W.), 1954. — Blütenbildung einer Kurztagpflanze in Dauerlicht. *Naturwiss.*, **41**, p. 340.

Huglin (P.) et Julliard (B.), 1964. — Sur l'obtention de semis de vignes très vigoureux à mise à fruits rapide et ses répercussions sur l'amélioration génétique de la vigne. *Ann. Amélior. Plantes,* **14**, p. 229-244. — 1965. Observations concernant la phase juvénile chez la vigne. *Bull. Soc. Fr. Phys. vég.,* **11**, p. 80-84.

Hutchinson (J.) et Dalziel (J. M.), 1954. — *Flora of West Tropical Africa.* Millbank, London, S. W. I, **1**, part 1, p. 384-388.

Jost (L.), 1907. — *Lectures on plant physiology.* R. J. H. Gibson, Oxford.

Khudairi (A. K.) et Hammer (K. C.), 1954. — The relative sensitivity of *Xanthium* leaves of different ages to photoperiodic induction. *Plant. Physiol.,* **29**, p. 251-257.

Kujirai (C.) et Imamura (S. H.), 1968. — Ueber die photoperiodische Empfindlichkeit der Kotyledonen von *Pharbitis Nil* Chois. *Bot. Mag. (Tokyo),* **71**, p. 408-416.

Magness (J. R.), 1917. — Studies in fruit blud formation. *Oregon Agric. Exp. Stat. Bull.,* n° 146.

Massart (J.), 1924. — La coopération et le conflit des réflexes qui déterminent la forme du corps chez *Araucaria excelsa* R. Br. *Mém. Acad. Roy. Belg.,* classe sciences, 2e série, **5**, 33 p.

Moshkov (B S.), 1937. — The photoperiodic response of leaves and the possibility of its utilization in grafts (Russ.). *Tr. prikl. bot.,* Genet. I Selekts, ser. A, Sotsialist. Rastenievodstvo, **19**, p. 107-126. — 1961. *Photoperiodism in plants* (Russ.). Leningrad, Moscow, Selkhozizdat.

Nasr (T. A. A.) et Wareing (P. F.), 1961. — Studies on flowen initiation in black currant. I. Some internal factors affecting flowering. *J. hortic. Sc.,* **36**, p. 1-10.

Neville (P.), 1964. — Corrélations morphogènes entre les différentes parties de la feuille de *Gleditsia triacanthos* L. *Ann. Sc. Nat. Bot.,* 12e série, **5**, p. 785-798. — 1968. Morphogenèse chez *Gleditsia triacanthos* L. I. Mise en évidence expérimentale de corrélations jouant un rôle dans la morphogenèse et la croissance des bourgeons et des tiges. *Ann. Sc. Nat. Bot.,* 12e série, **9**, p. 433-510.

Nigond (J.), 1966. — Recherches sur la dormance des bourgeons de la vigne. *Thèse, Univ. Paris,* 170 p.

Nozeran (R.) et Chevalier (S.), 1965. — Mise en évidence d'une modification stable et contagieuse dans les thalles de l'*Ustilago cynodontis* cultivés *in vitro*. *C. R. Acad. Sc.,* **260**, p. 5339.

Nozeran (R.), 1968. — Intérêt de la connaissance de la morphogenèse des plantes supérieures pour la conduite de leur multiplication végétative. *Rev. hortic. suisse,* vol. 41, **10**, p. 247.

Nozeran (R.), Bancilhon (L.) et Neville (P.), 1969. — Intervention de corrélations internes dans la morphogenèse des végétaux supérieurs (doit paraître dans le prochain volume de *Advances in Morphogenesis*).

Pellegrini (O.), 1961. — Modificazione delle prospettive morfogenetiche in primordi fogliari chirugicamente isolati dal meristema apicale del germoglio. Delpinoa. *N. S.,* **3**, p. 1-12.

Pfirsch (E.), 1962. — Recherches sur le conditionnement plagiotropique chez quelques plantes à stolons. *Thèse, Univ. Strasbourg,* 121 p. — 1965. Déterminisme de la croissance plagiotropique chez les stolons épigés de *Stachys silvatica* L. Mise en évidence d'un mécanisme d'autocorrélation. *Ann. Sc. Nat.,* 12e série, **6** (2), p. 339-360.

Raghavan (V.) et Jacobs (W. P.), 1961. — Studies on the floral histogenesis and physiology of *Perilla*. II. Floral induction in cultured apical buds of *P. frutescens*. *Amer. J. Bot.,* **48**, p. 751-760.

Reece (P. C.), Furr (J. R.) et Cooper (W. C.), 1946. — The inhibiting effect of the terminal bud on flower formation in the axillary buds of the Haden mango (*Mangifera indica* L.). *Amer. J. Bot.,* **33**, p. 209-210.

Roberts (R. H.), 1923. — Effect of defoliation upon blossom bud formation : American plum species. *Wisconsin Agric. Exp. Stat. Res. Bull.,* n° **56**.

Roelof (A. A.), Oldeman, 1968. — Une disjonction entre la sexualité et la différenciation végétative chez le *Mabea piriri* Aubl. (Euphorbiacée). *C. R. Acad. Sc., Paris,* **267**, p. 1358-1360.

Roux (J.), 1968. — Sur le comportement des axes aériens chez quelques plantes à rameaux végétatifs polymorphes; le concept de rameau plagiotrope. *Ann. Sc. Nat. Bot.,* 12e série, **9**, p. 109-255.

Salisbury (F. B.), 1955. — The dual role of auxin in flowering. *Plant. Physiol.,* **30**, p. 327-334.

Sharpe Subak (H.), 1956. — Extra-nuclear inheritance in a homothallic fungus. *Heredity,* **10**, p. 280. — 1958. A closed system of cytoplasmique variation in *Aspergillus glaucus. Proc. Roy. Soc., London,* série B, **148**, p. 355-359.

Singh (L. B.), 1948. — Studies in biennial bearing. IV. Bud rubbing, blossom thinning and defoliation as possible control measures. *J. hortic. Sc.,* **24**, p. 159-177.

Snow (R.), 1929. — The young leaf as the inhibiting organ. *New. Phytol.,* **28**, p. 345-358.

Steeves (T. A.), 1961. — The development potentialities of excised leaf primordia in sterile culture. *Phytomorph.,* **11**, p. 346-359.

Sussex (I. M.), 1951. — Experiments on the cause of dorsiventrality in leaves. *Nature,* **167**, p. 651-652. — 1955. Morphogenesis in *Solanum tuberosum* L. experimental investigation of leaf dorsiventrality and orientation in the juvenile shoot. *Phytomorph.,* **5**, p. 286-300.

Thompson (P. A.) et Guttridge (C. G.), 1960. — The role of leaves as inhibitors of flower induction in strawberry. *Ann. Bot. N. S.,* **24**, p. 482-490.

Ushijima (T.) et Tazaki (T.), 1966-1967. — A comparative study on the photosynthetic rate in several higher plants. I. The relation between leaf age and photosynthetic rate by the aerating method using single leaf. *Photosynthesis and utilization of solar energy, Level III Experiments,* March 1968, Tokyo.

Vince (D.) et Mason (D. T.), 1957. — The effect of removing apical sections of the stem on the flowering behaviour of non-vernalized *chrysanthemums. J. hortic. Sc.,* **32**, p. 184-194.

Voladarskij (N. I.), 1957. — Flowering of *Chrysanthemum* in continuous illumination (Russ.). *Dokl. Akad. Nauk S.S.S.R.,* **117**, p. 504-506. — 1961. On the problem of flowering of short-day plants in continuous illumination (Russ.). *Dokl. Akad. Nauk S.S.S.R.,* **138**, p. 473-476.

Wareing (P. F.), 1953. — Experimental induction of male cones in *Pinus sylvestris. Nature, London,* **171**, p. 47.

Wardlaw (C. W.), 1949 — Experiments on organogenesis in ferns. *Ninth. Growth Symp., Growth,* suppl., **13**, p. 93-113.

Webster (G. L.), 1956-1958. — A monographic study of the west indian species of *Phyllanthus. J. Arnold Arboretum.* **37**, p. 92-122, 217-268, 340-357 (1956); **38**, p. 51-80, 170-198, 295-373 (1957); **39**, p. 49-100, 111-212 (1958).

Zeeuw (D. de), 1954. — De invloed van het blad op de bloei. Meded. Landbouwhogesch. *Wageningen,* **54**, n° 1. — 1956. Leaf induced inhibition of flowering in tomato. *Proc. Kon. nederl. Akad. Wet. C,* **59**, p. 535-540.

Zeevaart (J. A. D.), 1958. — Flower formation as studied by grafting. Meded. Landbouwhogesch. *Wageningen,* **58**, n° 3.